

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT

NACH DEM TODE VON R. WETTSTEIN HERAUSGEGEBEN VON

PROFESSOR DR. FRITZ KNOLL

DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

PROFESSOR DR. ERWIN JANCHEN

VIZEDIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

BAND LXXXVII, ERSTES HEFT

MIT 7 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 24. DEZEMBER 1937)



WIEN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1938

Die „Österreichische Botanische Zeitschrift“ erscheint in einem Gesamtumfang von jährlich etwa 20 Bogen, in 4 einzeln berechneten Heften.

Zuschriften, welche den Bezug der Zeitschrift oder sonstige Verlagsangelegenheiten betreffen, sind an den Verlag Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4, zu richten; Manuskriptsendungen und erledigte Korrekturen an die Schriftleitung der Österreichischen Botanischen Zeitschrift, Wien III, Rennweg 14.

Die Verfasser erhalten 50 Sonderabdrucke ihrer Arbeit kostenfrei. Über die Freiemplare hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlag zu erfragen.

Verlag Julius Springer.

87. Band	Inhaltsverzeichnis	1. Heft Seite
Anna Fuchs, Beiträge zur Embryologie der <i>Thymelaeaceae</i> . (Mit 4 Textabbildungen)		1
Ernst Rouschal, Zum Wärmehaushalt der Macchienpflanzen. (Mit 2 Textabbildungen)		42
Erwin Janchen, Der morphologische Wert der Gramineen-Vorspelze. (Mit 1 Textabbildung)		51
Heinrich Ludwig Werneck, Zur Frage der Entstehungsmittelpunkte des Spelzbaues im deutschen Sprachgebiete Mitteleuropas		62
Besprechungen		69
CHODAT F., Edmond Boissier. — DEGEN Á. v., Flora Velebitica. — DIELS L., Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador. — FISCHER W. J. und BARTNING L., Heilpflanzen der Heimat. — KRIEGER W., Die Desmidiaceen Europas. — KRÜSSMANN G., Die Laubgehölze. — KYLIN H., Anatomie der Rhodophyceen. — LEHMANN A., Gartenzierpflanzen. 2. Aufl. — LEPESCHKIN W. W., Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod. — NEUBAUER H. FR., Über das Vorkommen einiger Orchideen in der Umgebung von Wörtern. — OTTE K., Die Wuchsstoffe im Leben der höheren Pflanze. — PASCHER A., Heterokonten. — PLANK R., Die grüne Welt. — RÜBEL E., Pflanzensoziologischer Aufbau. — SCHILLER J., <i>Dinoflagellatae (Peridineae)</i> . — VETTERS H., Erläuterungen zur Geologischen Karte von Österreich und seinen Nachbargebieten.		
Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw.		79
Akademie der Wissenschaften in Wien. — Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien. — XII. Internationaler Gartenbaukongreß. — VII. Internationaler Kongreß für Entomologie.		
Personalnachrichten		80

848

351

Nachlaß von Prof. N. Malta

Beiträge zur Embryologie der *Thymelaeaceae*

Von

Anna Fuchs (Wien)

(Mit 4 Textabbildungen)

Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung: Material und Ziel der Untersuchungen	2
I. Der männliche Gametophyt	2—12
1. Die junge Anthere. Aufbau der Antherenwand	2— 3
2. Weitere Entwicklung der Antherenwand. Das Tapetum ...	3— 5
3. Das sporogene Gewebe. Die Mikrospore	5— 7
4. Das Pollenkorn	7—12
II. Der weibliche Gametophyt	12—22
1. Die Samenanlage	12—16
a) Jugendzustand	12—13
b) Die Integumente	13—14
c) Die Nuzellarkappe	16
2. Die sporogene Zelle	16—18
a) Die primäre Archesporezelle	16
b) Die Deckzelle. Deckzellenkomplex	16—17
c) Die Makrosporen-mutterzelle. Die Makrospore	17—18
3. Der Embryosack	19—22
a) Kernteilungen	19—20
b) Der Eiapparat	20
c) Die Endospermanlage	20—21
d) Der Antipodialapparat	21—22
III. Der Obturator	22—31
IV. Entstehung des Samens	31—35
1. Die Befruchtung	31—32
2. Der Embryo und das Endosperm	32—34
3. Die Samenschale	34—35
Zusammenfassung über <i>Daphne laureola</i>	35—37
Schlußfolgerungen	37—39
Schriftenverzeichnis	39—41

Einleitung: Material und Ziel der Untersuchungen

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Entwicklung des männlichen und des weiblichen Gametophyten der *Thymelaeaceae*. Ich nahm die Untersuchungen vor allem an *Daphne laureola*, also einem Vertreter der Gattung *Daphne* aus der Unterfamilie der *Thymelaeoideae* vor. Das Material habe ich in der Umgebung Wiens, und zwar in den Eichen-Buchen-Beständen der Thermenalpen gesammelt. Dabei hatte ich vor allem zu berücksichtigen, daß sich ein großer Teil der Gametophyten-entwicklung noch vor Eintritt der Winterruhe abspielt.

Zum Vergleich zog ich noch eine andere Art der Gattung *Daphne*, nämlich *D. cneorum*, heran, die ich auf dem Hohen Lindkogel bei Baden vorfand; und endlich, als Vertreter einer anderen Gattung aus der gleichen Unterfamilie, die im Glashaus des Botanischen Gartens der Universität Wien als *Passerina pectinata* gezogene Art.

I. Der männliche Gametophyt

1. Die junge Anthere. Aufbau der Antherenwand

Die Entwicklung der Anthere hinsichtlich des sporogenen Gewebes und der Antherenwand soll hier an *Daphne laureola* deswegen ausführlicher geschildert werden, weil die Zahl der einwandfreien Angaben auf diesem Gebiete verhältnismäßig klein ist und weil mit Rücksicht auf gewisse Unsicherheiten die Behandlung eines Einzelfalles von Interesse ist (vgl. SCHNARF, 1929, 1931). Die Beobachtungen beziehen sich außerdem noch auf die beiden oben genannten Arten, hinsichtlich des reifen Pollens auch noch auf andere Vertreter der Gattungen *Daphne* und *Passerina* und auf *Pimelea*.

Serienschnitte durch die Antheren ganz junger Blütenknospen von *Daphne laureola* zeigen eine gleichförmige Masse ungeordnet liegender Zellen, umgeben von einer regelmäßigen Randschicht, der Epidermis. An einigen Stellen treten auch die subepidermalen Zellen in ziemlich regelmäßiger Reihe auf.

Ein weiter vorgeschrittener Entwicklungszustand ergibt folgendes Bild: Die ungeordneten Zellen sind abgedrängt (Abb. 2, Fig. 1 a), auffallend unterschiedliche Gewebe sind unter der Epidermis entstanden:

Die Mitte des Antherenfaches nimmt ein Strang größerer Zellen mit großen Kernen ein; nach Vergleich mit späteren Entwicklungsstufen ist dies das sporogene Gewebe, das den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Pollens bildet. Man bemerkt darin Zellvermehrung nach verschiedenen Richtungen hin (Abb. 2, Fig. 1 b). In den Präparaten heben sich die sporogenen Zellen durch die lichte Färbung ihres Plasmas ab.

Die Antherenwand ist nun von drei, stellenweise von vier regelmäßig verlaufenden konzentrischen Zellschichten gebildet (Abb. 2, Fig. 1, 2 w).

Aus der auffälligen radialen Reihung der Zellen in den jungen Schichten (Abb. 2, Fig. 1 *h*) ist auf deren gemeinsamen Ursprung aus einer und derselben Schicht zu schließen; wahrscheinlich ist es die subepidermale Zelllage einer früheren Entwicklungsstufe, die durch perikline Teilungen den Ausgangspunkt für das sporogene Gewebe einerseits und die Wandschichten anderseits bildet. Die Reihenfolge der Membranbildungen in den Wandschichten erweist sich aber nicht als rein zentrifugal, wie dies (nach WARMING) meist der Fall ist, sondern zeigt zuletzt eine Umkehrung; das heißt die Membranbildung erfolgt nicht immer in der jeweils subepidermalen Schicht, sondern zuletzt in der innersten (Abb. 1). Es ist dies deutlich aus Abb. 2, Fig. 1 *c* zu erkennen.

Die gleiche Reihenfolge gibt z. B. auch HÅKANSSON (1923) für

Umbelliferae an. Bei den *Thymelaeaceae* wurde sie noch nicht festgestellt. H. WINKLER (1906) beschreibt bloß, daß „aus der Schwester-schicht des Archesporis drei Lagen Zellen“ hervorgehen.

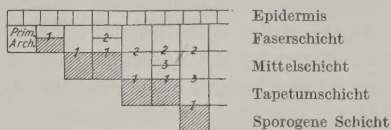


Abb. 1. Entwicklung der Antherenwand. Die Ziffern geben die Reihenfolge der Membranbildungen an.

2. Weitere Entwicklung der Antherenwand. Das Tapetum

Die vier Schichten, die die Wand der jungen Anthere bilden, sind anfangs ganz gleichmäßig entwickelt (Abb. 2, Fig. 2 *w*), bald aber treten große Unterschiede auf.

Die Epidermis, die äußerste Schicht, muß dauernd Raum schaffen für die eingeschlossenen wachsenden Zellmassen; dies geschieht zuerst durch Zellvermehrung, später durch Streckung (Abb. 2, Fig. 4 *ep*). Die Kerne bleiben lange gut erhalten, im Cytoplasma treten Vakuolen auf.

Die subepidermale Schicht (Faserschicht) folgt diesem Wachstum lange Zeit in ziemlich gleichem Schritt (Abb. 2, Fig. 3, 4 *fa*). Erst gegen die Pollenreife zu setzen bedeutende Vergrößerung der Zellen und Veränderungen ihrer Membranen ein; es handelt sich ja um die Ausbildung eines besonderen mechanischen Gewebes zur Befreiung des Pollens.

Die dritte Schicht, die Mittelschicht, die zugleich mit der innersten Wandschicht entsteht, bleibt im Wachstum gegen die benachbarten Zellagen gleich anfangs sichtlich zurück (Abb. 2, Fig. 3 *mi*). Es erfolgen in ihr keine tangentialen Zellteilungen, sie muß sich der Flächenvergrößerung der Nachbarschichten durch Dehnung anpassen. Dies geschieht in so hohem Grade, daß sie in späteren Stadien im Längsschnitt nur noch als dünner, aber nie zerrissener Faden mit stellenweise erkennbaren, ganz flach gequetschten Kernen zu sehen ist (Abb. 2, Fig. 4, 5 *mi*). In

diesem Zustand hält sie sich bis in späte Reifestadien der Staubgefäße, ist also hier keinesfalls eine „transitorische“ Bildung, sondern dürfte vermutlich sogar zum Zwecke eines dichten Abschlusses des Pollenfaches nach außen in dieser Weise ausgebildet werden.

Die vierte und innerste Schicht der Antherenwand, das Tapetum, hebt sich frühzeitig durch die Größe und den Plasmareichtum der Zellen von seiner Umgebung ab. Daß es nicht der sporogenen Zellmasse entstammt, sondern den parietalen Zellagen — Schwesterschicht ist die Mittelschicht — konnte mit Sicherheit festgestellt werden und wurde bereits oben erwähnt (Abb. 2, Fig. 1 c). Es bildet einen einfachen, meist gleichförmigen Wandbelag. Schon in ganz jungen Tapetumzellen waren Kernteilungen, und zwar deutliche Mitosen, in großer Zahl zu beobachten (Abb. 2, Fig. 3 a); sie haben aber niemals Zellteilung zur Folge, sondern die Tochterkerne bleiben sehr nahe beisammen, manchmal so aneinandergepreßt, daß die Berührungsflächen ganz abgeplattet erscheinen. Das Chromatin der Kerne geht auch nicht in vollkommenen Ruhezustand über; in der Prophase eines neuerlichen Teilungsaktes vermischen sich die Chromosomen beider Kerne und treten gemeinsam in eine einzige Metaphasenstellung mit doppelter Chromosomenzahl zusammen. Getrennte Mitosen zweier Kerne einer Zelle habe ich nicht angetroffen. Es kommt auch vor, daß sich Tochterkerne nicht bloß aneinanderlegen, sondern ganz vereinigen — anscheinend aber erst nach einer zweiten oder abermaligen Teilung. So entstehen Riesenkerne mit sehr hohen Chromosomenzahlen und vielen Kernkörperchen (Abb. 2, Fig. 6). Vielleicht unterbleibt auch die Ausbildung getrennter Tochterkerne bei weiterer Teilung der Chromatinmassen. Kernklumpen, wie in Abb. 2, Fig. 4, 7, sind wohl als Zerfallserscheinungen zu deuten. Mehr als zwei gänzlich gesonderte Kerne in einer Zelle konnte ich niemals feststellen, in älteren Zellen fand sich immer nur ein einziger Kern (Abb. 2, Fig. 4).

Daphne cneorum zeigt im Tapetum den gleichen Entwicklungsverlauf.

Während sich bei *Daphne* das Plasma des Tapetums stets sehr dicht zeigt, wird es bei *Passerina pectinata* auffallend vakuolenreich.

Nach SCHNARF (1929) wurden Kernteilungen außergewöhnlicher Art im Tapetum vielfach beobachtet. Die Hyperploidie der Kerne auf Grund von Verschmelzungen oder von Vereinigung der Kernspindeln, auch durch gestörte Chromatinverteilung, ist ebenfalls bereits öfters festgestellt worden. Direkte Kernteilung kann bei diesen Vorgängen durch ganz aneinanderliegende, sich dabei einseitig abflachende Kerne vorgetäuscht werden. Die *Thymelaeaceae* betreffend liegt von STRASBURGER (1909) eine Beschreibung des Tapetums von *Wikstroemia indica* vor, worin ebenfalls mitotische Kernteilungen festgestellt werden, wie auch das Aneinanderlegen der Tochterkerne und alle Stadien der Verschmelzung; nur teilen sich hier neben den Verschmelzungsprodukten

auch getrennt gebliebene Tochterkerne und Mehrkernigkeit der Zellen ist das Ergebnis. WINKLER (1906) gibt für *Wikstroemia indica* zwei bis sechs Kerne in den Tapetumzellen an oder einen einzigen großen; er spricht von Teilungsbildern mit „Hundertern von Chromosomen“.

Die Kernteilungen sind im Tapetum während der Synapsisphase der Pollenmutterzellen bereits in vollem Gang (Abb. 2, Fig. 3), konnten aber auch noch zahlreich während der Diakinese beobachtet werden, ja ich fand sie auch noch neben bereits zweikernigen Pollenmutterzellen, sogar noch neben Tetraden vor. Nach COOPER (1933) sind diese Teilungen häufig bis zum Diakinesestadium der Pollenmutterzellen, selten aber bis zur Anaphase der heterotypischen Teilung festgestellt worden.

Das Plasma der Tapetumzellen ist bei *Daphne* immer dicht und in den Präparaten sehr dunkel gefärbt. Diese Erscheinungen und dazu die Hypertrophie und Hyperchromatie der Kerne verweisen nach SCHNARF (1929, S. 39) auf drüsige Funktion, offenkundig zur Ernährung der sporogenen Zellen. Treten einmal die fertigen jungen Mikrosporen auf, dann sind sie umgeben von riesigen Tapetumzellen mit kolossalen Kernen, neben denen sie sich sehr klein ausnehmen (Abb. 2, Fig. 4 *mik*). Das zweikernige Pollenkorn aber ist den Tapetumzellen an Größe schon weit überlegen; deren Plasma fällt nun sichtlich zusammen, die Kerne werden undeutlich und endlich bemerkt man nur noch einen aus unförmigen länglichen Plasmaklumpen bestehenden Wandbelag (Abb. 2, Fig. 5 *ta*), der zuletzt gänzlich in Auflösung begriffen ist. Vor Eintritt des Winters gesammeltes Material zeigt den Verfall des Tapetums schon deutlich (DAHLGREN 1915).

3. Das sporogene Gewebe. Die Mikrospore

Die Zellen, die nach Vergleich mit späteren Entwicklungsstufen das sporogene Gewebe bilden, sind anfangs weder durch ihre Größe noch durch ihre Kerne von den umgebenden Zellmassen zu unterscheiden. (In den Präparaten ist ihr Cytoplasma weniger stark gefärbt als das der angrenzenden Tapetumzellen.) Die Bildung der sporogenen Zellen ist sichtlich — ihrer Lage nach — von mehreren Archesporzellreihen gleichzeitig ausgegangen. Durch Zellteilung nach verschiedenen Richtungen entsteht ein Gewebe, das im Querschnitt vier bis sechs Zellen zeigt. WINKLER (1906) hat für *Wikstroemia indica* zwei bis fünf Archesporzellreihen angegeben.

Nach Einstellung der somatischen Teilungen wachsen die sporogenen Zellen — nun Pollenmutterzellen genannt — zuerst beträchtlich, ehe ihr Kern zur Teilung schreitet (Abb. 2, Fig. 3 *sp*, 8). Während der Diakinese sind die Chromosomen sehr kurz, dick und rundlich, der Zusammenhang der Paare erscheint lose, Spalthälften sind nicht zu unterscheiden (Abb. 2, Fig. 9).

Über sehr weit auseinanderliegende Gemini in den Pollenmutterzellen von *Wikstroemia indica* berichtet STRASBURGER (1909).

Die Chromosomenpaare sammeln sich endlich im Äquator des Kernes zur Doppelplatte der Metaphase. Die Spindel ist deutlich, ihre Lage in bezug auf die Anthere verschieden; sie reicht nicht bis an den Rand des Zellplasmas. Die Kernwand ist verschwunden, der Nukleolus ebenfalls. Die Chromosomen beginnen, ohne sich dabei in die Länge zu strecken, nach den Polen zu wandern (Abb. 2, Fig. 10). Dort angelangt, zeigen sie sich schon deutlich gespalten. In diesem Zustand, der Telophase der ersten Reifungsteilung, sind sie leicht zu zählen; nicht nur weil ja ihre Zahl auf die Hälfte vermindert wurde, sondern auch weil sie jetzt besonders kurz gestaltet sind (Abb. 2, Fig. 11). Die haploide Zahl habe ich sowohl bei *Daphne laureola* als auch bei *D. cneorum* mit 9 festgestellt.

Nach TISCHLER (1921/22, Handb.) liegen Angaben über die haploide Chromosomenzahl folgender *Thymelaeaceae* vor:

- Daphne mezereum*: 9 (STRASBURGER, 1909).
- „ *alpina*: 9 (STRASBURGER, 1909).
- „ *pseudomezereum*: 9 (OSAWA, 1913).
- „ *Kiusiana*: 9 (OSAWA, 1913).
- „ *odora*: 14? (OSAWA, 1913).
- Wikstroemia indica*: 26 (WINKLER, 1906).
- „ „ : 26 (STRASBURGER, 1909).
- „ *canescens*: 9 (STRASBURGER, 1909).
- Gnidia carinata*: 9 (STRASBURGER, 1909).

Die Tochterkerne, die sich nun bilden, enthalten die Chromosomen gleichfalls in sehr kurzer Form; die Spalthälften haften kaum aneinander, je ein Nukleolus wird deutlich sichtbar (Abb. 2, Fig. 12). Ein eigentliches Ruhestadium der Kerne habe ich nicht vorgefunden. Das Plasma ist meist zwischen den Kernen ein wenig eingebuchtet, oft sogar scharf eingezogen. Eine Zellplatte ist nicht wahrzunehmen. Der Zellverband ist noch deutlich, die Zellwand ein wenig verquollen.

YAMAHA (1926) gibt für *Daphne odora* das Vorhandensein einer „transitorischen“ Zellplatte an, seine Abbildungen zeigen ebenfalls deutliche Einbuchtungen des Plasmas.

Ohne daß es also vorher zu einer Zellplatten- und Wandbildung zwischen den Tochterkernen gekommen wäre, schreiten diese zur zweiten Reifungsteilung, die den Verlauf einer normalen Äquationsteilung zeigt. Metaphasen und Telophasen waren reichlich zu beobachten. Die Stellung der Spindelpaare ist verschieden: entweder einigermaßen parallel (Abb. 2, Fig. 13) oder in einem Winkel (Abb. 2, Fig. 14). In der Telophase der zweiten Reifungsteilung (Abb. 2, Fig. 15) sieht man deutlich, daß die Chromatinmenge, die nun auf einen Kern kommt, gegen früher ver-

mindert ist; zwischen den zwei rasch aufeinanderfolgenden Reifungsteilungen war eben nicht Zeit, die Masse zu ergänzen. Die vier Chromosomengruppen, die wie die Ecken eines Tetraeders oder manchmal auch in einer Fläche angeordnet sind, erscheinen zuletzt alle durch Spindelfasern verbunden. Bildung von Zellplatten konnte ich auch in diesem Stadium nicht wahrnehmen. Die Teilung des Plasmas setzt vom Umfang her ein und schreitet nach innen weiter. Die äußere Kontur erscheint dabei kaum eingezogen, der sich bildende Spalt ist sehr schmal und durchaus parallel, das zerteilte Plasma ist an den entstehenden Rändern dichter gekörnt (Abb. 2, Fig. 16). Nach YAMAHA (1926) verläuft diese Phase der Cytokinese der Pollenmutterzellen sehr rasch, „daher die Seltenheit der positiven Angaben“. Zumeist sieht man die Teilung als vollendete Tatsache: das Mutterplasma, durch feine, bogig oder unregelmäßig gekrümmt verlaufende Spalten in vier Teile zerlegt, wie zerschnitten. Eine Membran war in diesen feinen Spalten nicht wahrzunehmen, die Mutterzellwand war in den Präparaten infolge der Plasmolyse weit entfernt und keinerlei Verbindung zwischen ihr und dem Plasma sichtbar (Abb. 2, Fig. 17). Die Mutterzellwände, die übrigens, wenn auch nicht überall, den Zusammenhang untereinander bis jetzt ziemlich gewahrt hatten, verschleimen nun und lösen sich anscheinend auf, so daß die Mikrosporen frei werden. Jedenfalls erfolgt die Teilung simultan, weicht also nicht vom Normaltypus der Dikotyledonen ab.

Meine Beobachtungen an *Daphne cneorum* ergaben bis in Einzelheiten gleiche Bilder der Mikrosporenentwicklung, bloß die Plasmateilung bei der Tetradenbildung war in den Präparaten nicht festgehalten. Über die *Thymelaeaceae* liegen diesbezügliche Beobachtungen bloß für *Daphne odora* vor, an der ebenfalls simultane Teilung der Pollenmutterzellen festgestellt wurde (OSAWA, 1913, YAMAHA, 1926).

Die Mikrospore wächst nun gewaltig und nimmt die Form einer Kugel an (Abb. 2, Fig. 23). Es bildet sich eine Außenhaut mit besonderer Struktur, die aus dicht nebeneinanderstehenden, ziemlich langen, papillenartigen Zapfen besteht, die später miteinander verwachsen und ein Leistennetz bilden. Schon an der Exine der ganz jungen Mikrospore kann man die zahlreichen gleichmäßig verteilten Keimporen, die bogig ausgerandet sind, erkennen.

4. Das Pollenkorn

Das Plasma der Mikrospore füllt zuerst den ganzen Hohlraum innerhalb der Intine aus; der Kern liegt in der Mitte (Abb. 2, Fig. 23). Bald aber beginnt sich eine Vakuole zu entwickeln, die endlich die Hälfte der Kugel einnimmt; der große Kern ist dadurch ganz an die Wand gedrückt worden (Abb. 2, Fig. 18). Anscheinend ist er durch diesen Vorgang in die für die folgende Teilung günstige Lage gebracht worden. Diese Lage in irgendeine Beziehung zur Stellung der Mikrospore in der Tetrade

Abb. 2. Entwicklung des Pollenkornes der *Thymelaeaceae*

Fig. 1 bis 26. *Daphne laureola*: Fig. 1 bis 5. Längsschnitte durch die reife Anthere. *sp* sporogene Zellen, *ta* Tapetum, *mi* Mittelschicht, *fa* Faserschicht, *ep* Epidermis, *mik* Mikrospore, *w* Wandschichten. Fig. 6, 7. Tapetumzellen. Fig. 8 bis 17. Pollenmutterzellen (8. Synapsis, 9. Diakinese, 10. Anaphase der ersten Reifungsteilung, 11. Telophase, 12. Zweikernstadium, 13, 14. Metaphasen der zweiten Reifungsteilung, 15. Telophase, 16, 17. Tetraden-

zu bringen (GETTLER, 1935), ist bei der Kugelgestalt der Mikrospore und den zahlreichen gleichmäßig verteilten Keimporen nicht möglich. Statt des einzigen großen Safttraumes sieht man oft auch mehrere kleine Vakuolen den Kern kranzartig umgeben, während er sich in Teilung befindet; besonders schön war dies an *Daphne cneorum* (Abb. 2, Fig. 27, 29) zu beobachten. Die Kernteilung ist eine normale Mitose. Sie setzt nicht in allen Mikrosporen eines Pollenfaches annähernd gleichzeitig ein, wie dies bei der Teilung der Pollenmutterzellen zu beobachten war; nicht einmal in der Tetrade herrscht diesbezüglich Übereinstimmung. In Äquatorialplatten war die Haploidzahl der Chromosomen wieder leicht festzustellen. Diese erscheinen nun langgestreckt und einheitlich oder wie aus zwei Armen bestehend (Abb. 2, Fig. 28). Die Achse zu dieser Platte steht in der Richtung eines Radius (Abb. 2, Fig. 19). Die Telophasenbilder entsprechen entweder dieser Stellung (Abb. 2, Fig. 20), oder zeigen auch manchmal eine andere Achsenlage, nämlich die tangentielle (Abb. 2, Fig. 22). In zahlreichen Pollenkörnern fand ich dann die Tochterkerne nebeneinander an der Wand, das Plasma zwischen ihnen eingeschnürt (Abb. 2, Fig. 25), oder endlich durch eine schmale Zone zerteilt (Abb. 2, Fig. 24). Nirgends konnte ich im Trennungsspalt eine Wand wahrnehmen. Deren Stellung wäre nach der Lage des Spaltes auch nicht leicht vorstellbar. Die Abgliederung der generativen Zelle durch eine uhrglasförmige Wand lassen erst die Bilder viel älterer Stadien annehmen; der kleinere Kern zeigt sich dann in einer rundlichen oder länglichen Plasmamasse, umgeben von einer deutlichen lichten, schmalen Zone im übrigen Plasma des Pollenkorns (Abb. 2, Fig. 26).

Die kleine generative Zelle und ihr kleiner Kern wachsen zuerst nicht sonderlich, während der andere, nämlich der vegetative Kern, sehr an Größe zunimmt. Sein Chromatin geht auch bald in den Ruhezustand über, während das des generativen Kerns starke Differenzierung beibehält und in diesem Zustand oft über den ganzen Winter verharret.

Die Weiterentwicklung des Pollenkorns und die Ausbildung der Gameten erfolgt anscheinend sehr rasch bei Eintritt günstiger Witterung. Es gelang mir nicht, diesen Vorgang durch Fixierung festzuhalten; weder das Hineinwachsen der generativen Zelle in den vegetativen Protoplasten, noch das Loslösen der Zelle, noch deren Teilung.

bildung). Fig. 18 bis 22 und 24 bis 26. Teilungen in der Mikrospore (18. Prophase, 19. Metaphase, 20, 22. Telophase, 21. Zweikernstadium, 24, 25. Plasmateilung, 26. vegetative und generative Zelle). Fig. 23. Junge Mikrospore. — Fig. 27 bis 29. *Daphne cneorum*: Kernteilungsphasen in der Mikrospore. — Fig. 30 bis 38. Spermazellen, Spermakerne: Fig. 30 bis 35 und 37. *Daphne laureola*. Fig. 36. *Daphne mezereum*. Fig. 38. *Pimelea decussata*. (Vergr.: Fig. 1 bis 3 ungefähr 350fach; Fig. 4 bis 17 ungefähr 750fach; Fig. 18 bis 38 ungefähr 670fach.)

Das reife Pollenkorn ist dreikernig. Es zeigt die Teilungsprodukte der generativen Zelle in verschiedener Form: entweder zwei ziemlich breite, deutlich begrenzte zellenartige Gebilde aus dichtem, feinkörnigem Plasma, das Chromatin als mehrfach unterbrochenen Doppelstreifen ohne Abgrenzung eines Kerns in der Längsmittellinie enthaltend (Abb. 2, Fig. 31); oder in mehr gestreckter Form, die Chromatinstreifen gegen den Rand gerückt (Abb. 2, Fig. 30); endlich in riesig verlängertem Zustand mit fadenförmigem Schwanz (Abb. 2, Fig. 32, 37). Diese Formveränderung ist sicher der Ausdruck verschiedener Entwicklungsstufen, als deren letzte wohl noch jene dazukommt, in der die Spermien wie spiralig aufgerollte Bänder, an denen ich eine Sonderung in Plasma und Chromatin nicht mehr wahrnehmen konnte, aussehen (Abb. 2, Fig. 33, 34). Ganz ähnliche Formen solcher „wurmartiger“ Spermien findet man von GERASSIMOVA (1933) in der Arbeit über *Crepis capillaris* wiedergegeben.

Die gleichen wechselnden Formen traf ich dann auch bei *Daphne mezereum* (Abb. 2, Fig. 36) und *Pimelea ligustrina* an. Weniger mannigfaltige Ergebnisse hatten meine Beobachtungen an *Daphne cneorum*, *D. Blagayana*, *Passerina pectinata* und *Pimelea decussata* (Abb. 2, Fig. 38). Die Frage, ob Spermazellen oder Spermakerne vorliegen, ist meist auch an der Hand reichlichen Materials nicht leicht zu entscheiden, vor allem nicht, wenn sich das Chromatin in einem Zustand befindet, der auf neu einsetzende oder auf noch nicht abgeschlossene Aktivität deutet und eine Kerngrenze nicht sichtbar ist. Nach WULFF (1933) weist die ältere Literatur meist auf nackte Spermakerne hin (auch NAWASCHIN, 1910), in neueren Arbeiten aber werden vielfach Spermazellen beschrieben, z. B. von PODDUBNAJA-ARNOLDI (1933, *Senecio platanifolius*), RUDENKO (1929, *Scrophulariaceae*), FINN (1925, *Asclepias Cornuti*, 1926, *Vincetoxicum*). TRANKOWSKY (1931), der auch nackte Spermakerne beobachtete, meint aber, daß bei der Teilung der generativen Zelle nie unmittelbar nackte Kerne entstehen, sondern daß die Spermazellen ihr Plasma nach und nach verlieren. Dieser Ansicht schließe ich mich vollständig an: erstens, weil ich an *Elaeagnus angustifolia* (FUCHS, 1936) das Entstehen deutlicher Spermazellen beobachtet habe, wobei ich deren Chromatinmassen in späteren Stadien in ähnlicher Verteilung wie bei *Daphne* antraf, so daß ich auch bei dieser auf gleiche Vorstadien schließe; zweitens, weil ich vor den Bildern, die die spiralig aufgerollten Spermien von *Daphne* boten, diese nicht mehr als in Plasma und Kern gesonderte Zellen ansprechen konnte.

Die Ausbildung der männlichen Geschlechtsgeneration findet also innerhalb der Familie der *Thymelaeaceae* gänzlich auf der Mutterpflanze statt.

Auf dem Wege vom Pollenkorn zum Ei konnte ich die Spermien leider nicht verfolgen; die wenigen Bruchstücke von Pollenschläuchen,

die im Bereich der Narbe oder im Griffelgewebe zu sehen waren, gaben keinen Aufschluß.

Eine sonderbare Beobachtung an Pollenkörnern will ich noch erwähnen: Ich hatte Narben vom Griffel abgeschnitten und nach Behandlung mit Karmin-Essigsäure unter ein Deckglas gelegt und durch leichten Druck darauf zum Flachliegen gebracht. Die Pollenkörner und auch die Papillen waren dabei unverletzt geblieben. Die meisten der zahlreich an der Narbe haftenden Pollenkörner zeigten überhaupt keine Keimung. Nur hie und da sah ich einen Pollenschlauch; vielleicht aber waren auch Schläuche, da sie ja besonders zarte Gebilde sind, durch den Druck zerstört worden. In mehreren (etwa 10 bis 12) Fällen sah ich nun aber deutlich unversehrte Spermien in langgestreckter Form aus dem Pollenkorn, wahrscheinlich durch eine der vielen Keimporen der unverletzten Exine, herauskommen (Abb. 2, Fig. 35). Daß sie durch den Druck herausgepreßt wurden, ist eine naheliegende Annahme, obwohl auch an der Intine keine Verletzung wahrgenommen werden konnte. Im Widerspruch zu dieser Annahme steht noch eine andere Beobachtung: Ich hatte vorher schon oft frei aufgestreute Pollenkörner nach Fixierung und Färbung durch Druck absichtlich zum Platzen gebracht, und zwar um mit dem andern Inhalt die Spermien herauszuschwemmen und diese dann deutlicher beobachten zu können, was mir auf diese Weise auch gelang. In solchen Fällen lagen die Spermien immer inmitten des herausgeströmten Inhalts oder steckten trotz des Risses in den Pollenkornhäuten noch im Innern: in keinem einzigen dieser leicht zu beobachtenden Fälle sah ich das Heraustreten der Spermien durch anscheinend unverletzte Pollenkornhüllen.

Obwohl ich also, wie schon erwähnt, nicht Gelegenheit hatte, die männlichen Gameten auf ihrer Wanderschaft zu beobachten, traf ich sie doch einige Male am Endziel ihrer Wanderung an, nämlich auf der Eizelle. Hier waren sie immer in einer Form zu sehen, die auf eine Ruhepause schließen ließ: nicht mehr wurmförmig und langgestreckt, sondern durchaus abgerundet, im Plasma dicke Chromatinstreifen und -punkte enthaltend (Abb. 4, Fig. 6).

Zum Vergleich mit dem Pollen anderer Arten aus der Familie der *Thymelaeaceae* lag mir bloß eine einzige Angabe in der Literatur vor, und zwar von OSAWA (1913) über *Daphne odora*, deren Pollen ebenfalls als dreikernig angegeben ist (zitiert nach SCHNARF, 1929, S. 47; die Schrift selbst war mir nicht zugänglich).

Dreikernigkeit des Pollens habe ich dann selbst noch an folgenden Vertretern der *Thymelaeaceae* festgestellt: 1. *Daphne cneorum*, 2. *D. mezereum*, 3. *D. Blagayana*, 4. *Passerina pectinata*, 5. *P. filiformis*, 6. *Pimelea ligustrina*, 7. *P. decussata*, 8. *P. spectabilis*. Es scheint also die Dreikernigkeit des Pollens nicht bloß ein Gattungs-, sondern auch ein Familienmerkmal zu sein.

Für eine systematische Verwertung innerhalb der großen Reihe der *Myrtales* liegen leider zu wenige Angaben vor; sie beziehen sich nur noch auf die *Elaeagnaceae*, *Oenotheraceae* und *Gunneraceae* (mit zweikernigem Pollen) und auf die *Halorrhagidaceae* (mit dreikernigem Pollen). (Angabe nach SCHNARF, 1927/29.)

Auffällig in dieser leider so unvollständigen Liste ist der Unterschied zwischen den immer als nächstverwandt angegebenen Familien der *Thymelaeaceae* und *Elaeagnaceae*. Ich habe hier einen Satz variiert, den NETOLITZKY (1926, S. 18) in bezug auf eine andere Feststellung, deren Grundlagen ich später erörtern will, niederschrieb: „Dagegen ist der Unterschied im anatomischen Bau der Samen der (sicherlich verwandten) Thymelaeaceen und Elaeagnaceen ganz überraschend.“

II. Der weibliche Gametophyt

1. Die Samenanlage

a) Jugendzustand

Daphne laureola hat einen kurzgestielten einfächerigen Fruchtknoten, der aus einem einzigen Fruchtblatt gebildet ist, wie es in der Familie der *Thymelaeaceae* Regel ist. Ausnahmen bilden ja nur die Unterfamilien der *Aquilarioideae* und *Phalerioideae* mit zwei Fruchtblättern und *Oktolepis* mit vier. Der Fruchtknoten von *Daphne laureola* entwickelt sich auf dem Blütenboden als Höcker, auf dessen Gipfel sich ein Ringwall bildet, der bedeutend in die Höhe wächst und den Hohlraum, den er einschließt, oben mehr und mehr bis zu einem schmalen Kanal verengt.

Auf dem Grunde des ganz jungen Fruchtknotens erscheint bei *Daphne laureola* die Samenanlage als kleine, flache Vorwölbung, meist nicht genau in der Mitte, sondern ein wenig einseitig hinaufgerückt (Abb. 3, Fig. 11). Der anfangs ganz flache Höcker wölbt sich immer stärker auf (Abb. 3, Fig. 1, 2, 12).

Die Epidermis zeigt reichlich Zellteilungen durch antikline Wände zum Zwecke der Vergrößerung der Oberfläche (Abb. 3, Fig. 12 a_1, a_2), aber auf dem Scheitel auch durch perikline zur Verdickung (Abb. 3, Fig. 12 b). Im darunterliegenden Gewebe sieht man bei gut geführten Schnitten deutlich lange zusammenhängende Zellstränge, die ihren Ursprung sichtlich von je einer einzigen Zelle ableiten. Es sind an der Bildung des Ovularhöckers also mehrere subepidermale Zellen als Scheitelzellen einer Meristemanlage beteiligt (Abb. 3, Fig. 12 c_1, c_2).

Das Wachstum des Ovularhöckers erfolgt nicht allseitig gleichmäßig, so daß er sich trotz seiner anfangs nahezu aufrechten Lage zu einer hängenden, und zwar epitropen Samenanlage entwickelt (Abb. 3, Fig. 1 bis 6), wie sie sich in der Familie der *Thymelaeaceae* ja durchgehends findet und wie sie von mir auch bei *Daphne cneorum* und *Passerina pectinata* angetroffen wurde.

In Einzelheiten aber zeigen sich doch Abweichungen, sogar innerhalb der Gattung. Z. B. fand ich bei *Daphne cneorum* neben der jungen Samenanlage einseitig immer viel freien Platz, im Gegensatz zu *Daphne laureola*, wo der ihr zur Verfügung stehende Raum im Fruchtknoten stets ganz ausgefüllt war; unterhalb der Ansatzstelle zeigte sich dort fast immer ein kleiner Höcker. Dieser stellt vielleicht die Anlage eines zweiten Ovulums, das aber nicht zur Ausbildung kommt, dar.

Bei *Passerina pectinata* fällt der lange, dünne Funikulus und der unter der Umbiegungsstelle liegende große Hohlraum auf (Abb. 3, Fig. 10).

b) Die Integumente

Die junge Samenanlage zeigt sich zuerst ganz ungegliedert, bald aber beginnen sich zwei Integumente aufzuwölben (Abb. 3, Fig. 3 bis 6). Sie wachsen bedeutend in die Höhe, rascher als der Nuzellus; ihre Dicke erreicht anfangs nur wenige Zellreihen, später im inneren Integument 6, im äußern meist 5 bis 6. Hat das innere Integument die Höhe des Nuzellus erreicht, dann wächst es über den Scheitel bis zu einem schmalen Kanal zusammen, indem es sich dort durch Vermehrung der Zellen sehr verdickt (Abb. 4, Fig. 2). Dieser Zugang zum Nuzellus, die Mikropyle, ist ziemlich kurz. Das äußere Integument, das ungefähr die gleiche Höhe erreicht, verdickt sich oben nicht; es nimmt auch nicht teil an der Bildung der Mikropyle. Seine Zellen unterscheiden sich in den Präparaten durch ihre lichte Färbung von den auffällig dunkel gefärbten Zellen des inneren Integumentes und in späteren Stadien auch durch bedeutendere Größe. Sie sind nach NETOLITZKY (1926) stärkehaltig.

Die Samenanlage gehört durch diese Entwicklung in die Gruppe der krassinuzellaten-bitegmischen.

Daphne cneorum und *Passerina pectinata* vertreten ebenfalls diesen Typus, der auch bei anderen *Thymelaeaceae* festgestellt wurde. Auch stimmen alle Familien der ganzen Reihe der *Myrtales* darin überein, bis auf die *Alangiaceae* und *Nyssaceae*, bei denen eine unitegmische Samenanlage beschrieben wird und deren Zugehörigkeit zur Reihe deshalb von SCHNARF (1927) bezweifelt wird.

Bei *Daphne cneorum* fand ich bezüglich der Ausbildung der Umhüllung der Samenanlage die gleichen Verhältnisse: fünf bis sechs Zellreihen bilden das innere, fünf bis sechs das äußere Integument, das keinen Anteil an der Bildung der Mikropyle nimmt (Abb. 4, Fig. 1).

Bei *Passerina pectinata* erreichen die Integumente bedeutende Höhe und biegen ihren oberen Rand schnabelartig gegen die Seite des Griffelansatzes um. Das äußere Integument überwächst hier einseitig das innere oder es krümmt sich darüber hinweg (Abb. 3, Fig. 10). Es besteht immer aus drei Zellreihen, während das innere vier bis sechs zählt. Nach oben zu sind beide Integumente verdickt. Der Gefäßstrang tritt seitwärts in das äußere Inte-

gument, so daß dessen oberer Rand freibleibt. Auffallend ist, daß die Integumente nicht dicht aneinanderliegen; weder in jugendlichem Zustand noch später. Es verläuft der Nuzellus mit dem ihn umgebenden inneren Integument nach unten in einen regelrechten Stiel, an dessen unterem Ende das äußere Integument ansetzt, sich dem Stiel aber gar nicht anlegt, so daß sich eine Spalte bildet. Solche „Luftspalten“ sind z. B. in einigen Familien der *Centrospermae* bekannt, so bei den *Cactaceae* und *Portulacaceae*.

So kommen wohl nicht bezüglich der Anzahl der Integumente, doch aber bezüglich der Anteilnahme an der Bildung der Mikropyle sowie der Anzahl der Zellreihen einige Unterschiede innerhalb der Unterfamilie der *Thymelaeoideae* vor.

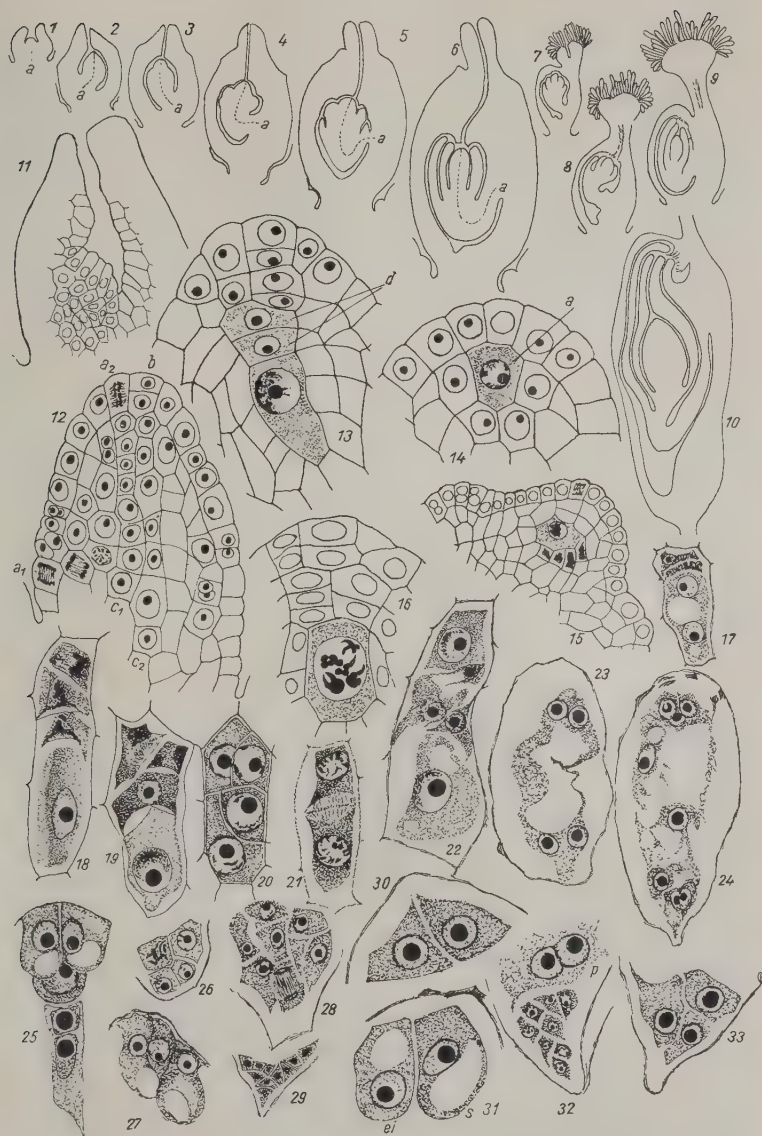
Die Epidermis der Samenanlage ist bei *Daphne* von einer Kutikula überzogen, die hier wie bei allen *Thymelaeaceae* drei Lagen bildet. Die Verschmelzung der beiden Häute, die in älteren Samenanlagen die sogenannte Innenkutikula und Zwischenkutikula bilden, ist bei *Daphne* nicht vollständig, so daß sie sich noch am reifen Samen trennen lassen (nach WISSELINGH, 1924).

Das Nuzellusgewebe der reifen Samenanlage ist am chalazalen Ende deutlich mit einem schüsselförmig verbreiterten Leitungsgewebe abgegrenzt, das aus schmalen, waagrecht liegenden, dann gegen den Nuzellusrand aufsteigenden Zellen besteht und an der Eintrittsstelle des Funikulus entspringt. Das knapp darüberliegende Nuzellusgewebe besteht aus locker gelagerten großen Zellen und geht erst gegen den Embryosack zu in ein deutlich strangartiges Leitungsgewebe über, das bis zu den Antipoden führt.

Gefäße im Nuzellus, wie sie GUÉRIN bei einigen Vertretern der *Thymelaeaceae*, nämlich bei *Dicranolepis*, *Craterosiphon* und *Synaptolepis* festgestellt hat, kommen bei den drei von mir untersuchten Arten nicht vor.

Abb. 3. Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes der
Thymelaeaceae

Fig. 1 bis 6, 11 bis 24, 28, 30 bis 33. *Daphne laureola*: Fig. 1 bis 6. Die wachsende Samenanlage; Größenverhältnisse. *a* Achse. Fig. 11. Ovularhöcker im Fruchtknoten. Fig. 12. Ungegliederte Samenanlage. Fig. 13. Teil des Nuzellus; Nuzellarkappe, zwei Deckzellen und Embryosackmutterzelle. Fig. 14. Teil des Nuzellus mit primärer Archesporozelle. Fig. 15, 16. Teil des Nuzellus mit Nuzellarkappe, Deckzellenkomplex und Embryosackmutterzelle in Teilung. Fig. 17. Zweikerniger Embryosack, darüber verkümmerte Makrosporen. Fig. 18, 19, 20 und 22. Die vier Makrosporen. Fig. 21. Erste Zellteilung in der Makrosporenmutterzelle. Fig. 23. Vierkerniger Embryosack. Fig. 24. Achtkerniger Embryosack. Fig. 28 und 33. Antipodenzellen. Fig. 30. Synergiden. Fig. 31. Eizelle und Synergide. Fig. 32. Endospermanlage und Antipodenzellen. — Fig. 25 und 26. *Daphne cneorum*: Fig. 25. Eiapparat und Endospermanlage. Fig. 26. Antipodenzellen. — Fig. 27 und 29. *Passerina pectinata*: Fig. 27. Eiapparat. Fig. 29. Antipodenzellen. (Vergr.: Fig. 1 bis 10 ungefähr 40fach; Fig. 11 und 15 ungefähr 220fach; Fig. 12 ungefähr 400fach; Fig. 13, 14 und 16 bis 33 ungefähr 650fach.)



c) Die Nuzellarkappe

Die junge Samenanlage wächst durch Zellteilungen gewaltig in die Länge, aber auch in die Breite. Die Epidermis zeigt bereits am Scheitel der noch ungegliederten Samenanlage Teilungen auch in radialer Richtung, wodurch eine sogenannte Nuzellarkappe entsteht, die stellenweise schon vierschichtig ist, wenn das innere Integument noch nicht die halbe Höhe des Nuzellus erreicht hat (Abb. 3, Fig. 13).

Auch bei *Daphne cneorum* und *Passerina pectinata* konnte ich Mehrschichtigkeit der Epidermis am Nuzellusscheitel feststellen.

STRASBURGER (1909) berichtet über eine zweireihige Epidermis bei *Daphne alpina* und eine dreireihige bei *Gnidia carinata*, VESQUE (1879) über eine vierreihige bei *Daphne mezereum*.

2. Die sporogene Zelle

a) Die primäre Archesporzelle

Das Auftreten einer sporogenen Zelle ist bei *Daphne* nicht leicht festzustellen, da sie sich gar nicht oder kaum von den somatischen Zellen unterscheidet. Auch erschwert die Unregelmäßigkeit der Nuzellarkappe die Orientierung. Selten ist in den Präparaten eine subepidermale Zelle, ihrer Größe und Lage nach, als primäre Archesporzelle anzusprechen (Abb. 3, Fig. 14a). Daß diese nicht unmittelbar zur Makrosporenmutterzelle wird, geht aus den Bildern späterer Entwicklungsstufen hervor, die ich im nächsten Abschnitt beschreiben will.

b) Die Deckzelle. Deckzellenkomplex

Oberhalb der Zelle, die sich durch den Zustand der Synapsis als Makrosporenmutterzelle zu erkennen gibt, sieht man in vielen Fällen zwei übereinandergereihte Zellen, deren Lage und Form sicher auf gemeinsamen Ursprung mit ihr schließen lassen (Abb. 3, Fig. 13d). Es hat allem Anschein nach die primäre Archesporzelle eine sogenannte Deckzelle gegen den Nuzellusscheitel hin abgegeben und diese hat sich durch eine perikline Wand wieder geteilt. Daß es sich um eine zweite, vom Archespor direkt stammende Zelle handeln könnte, ist der Form und dem Zusammenhang der Zellen nach weniger wahrscheinlich. Leider habe ich in keinem Präparat den Zustand mit nur einer ursprünglichen Deckzelle vorgefunden. Daß eine Teilung der Deckzelle und ihrer Abkömmlinge nicht nur durch perikline, sondern auch durch antikline Wände erfolgt, zeigt Fig. 15 auf Abb. 3. Diese Teilungen setzen sich noch lange Zeit fort (Abb. 3, Fig. 16), so daß die sekundäre Archesporzelle und später dann der Embryosack tief in den Nuzellus hinein verlagert erscheinen. Die epidermale Nuzellarkappe tritt also hier in Verbindung mit einem mächtigen „Deckzellenkomplex“ auf. *Daphne cneorum* und *Passerina pectinata* zeigen die gleiche Erscheinung. STRASBURGER (1909) erwähnt bei *Daphne*

alpina ebenfalls eine lange Reihe von übereinanderliegenden Deckzellen und VESQUE (1879) berichtet über eine „Kalotte“ zur Zeit der Befruchtung.

Mehrere Archesporzellen in einer Samenanlage habe ich niemals vorgefunden.

Im Auftreten einer einzigen primären Archesporzelle zeigt sich vollkommene Übereinstimmung mit anderen *Thymelaeaceae*, soweit Einzeluntersuchungen, und zwar von VESQUE (1879), WINKLER (1906) und STRASBURGER (1909) vorliegen. Auch eine Zusammenstellung von GUÉRIN (1915/16) mit Überprüfung der Vertreter von 27 Gattungen bestätigt dies.

Diesbezüglich fügt sich die Familie der *Thymelaeaceae* auch ohne Unterschied ein in die Reihe der *Myrtales*, in der diese Verhältnisse, obwohl in geringer Anzahl, doch fast für jede Familie erwähnt sind. Nur die *Rhizophoraceae* zeigen manchmal mehrzelliges Archespor, ebenso die *Oenotheraceae* in einigen Gattungen, in anderen ausnahmsweise manchmal keine Deckzelle.

c) Die Makrosporenmutterzelle. Die Makrospore

Die sekundäre Archesporzelle teilt sich somatisch nicht weiter, sondern erweist sich als Mutterzelle der Makrospore. Sie hebt sich in den Präparaten meist durch lichte Färbung und eine stark lichtbrechende Zellwand von ihrer Umgebung ab. Sie wächst zunächst bedeutend in die Länge, manchmal aber auch stark in die Breite. Ihrem Platzbedürfnis — vielleicht auch ihrem Nahrungsbedürfnis — fallen Nachbarzellen im Nuzellus zum Opfer; man sieht diese mit Zerfallserscheinungen ihres Inhalts als dunkle Flecken in den Präparaten (Abb. 3, Fig. 15). So erreicht die Makrosporenmutterzelle bald vielfache Größe einer somatischen Zelle. Jetzt erst setzt darin die Bildung der Makrosporen ein, nachdem durch längere Zeit als Vorläufer der ersten Reifungsteilung die Synapsis darin zu bemerken war (Abb. 3, Fig. 13, 15). Nun geht, analog zur Mikrosporenbildung, die Paarung der anlagengleichen Chromosomen in der Diakinese vor sich (Abb. 3, Fig. 16). Der Kern hat sich vorher enorm vergrößert, die Chromosomen befinden sich an seiner Oberfläche. Dieses Stadium, das ich in zwei Präparaten vorfand, war mir der einzige Hinweis auf den haploiden Zustand der sich entwickelnden Makrosporen; Chromosomenzahlen konnte ich nämlich nicht genau feststellen. Ein Metaphasen- und ein Telophasenbild zeigten die Spindel parallel zur Nuzellusachse. Zwischen den Tochterkernen kommt es, im Gegensatz zum Verhalten der Mikrosporenmutterzelle, zur Anlage einer Zellplatte (Abb. 3, Fig. 21) und anschließend zur Zellteilung mit Membranbildung. Die chalazale Zelle ist größer als die mikropylare. Die zweite Reifungsteilung traf ich in meinen Präparaten nicht an; als ihr Ergebnis treten je zwei annähernd

gleich große Sporen sowohl in der unteren als auch in der oberen, ein wenig kleineren Dyade auf (Abb. 3, Fig. 20). Ihrem Aussehen nach kann mit ziemlicher Sicherheit auf Gleichzeitigkeit ihrer Entstehung geschlossen werden. Alle vier Sporen heben sich zuerst gleichmäßig durch auffallend lichtere Färbung ihres Plasmas vom somatischen Gewebe ab.

Die Lage der Makrosporen ist eine verschiedene: Sie bilden entweder eine axile Reihe (Abb. 3, Fig. 18), oder sie haben T-förmige Anordnung (Abb. 3, Fig. 19); es kommen aber auch häufig schiefe Wände zwischen den Makrosporen vor, und zwar sowohl in der oberen Dyade allein, als auch zugleich in der unteren, so daß manchmal die zwei mittleren Makrosporen nebeneinander liegen (Abb. 3, Fig. 22).

Da auch von STRASBURGER (1909) über *Daphne alpina* und von GUÉRIN (1915) über *Daphnopsis Swartzii* Bilder von Tetraden mit schiefen Wänden vorliegen (auch mit zwei nebeneinanderliegenden mittleren Sporen), scheint diese Mannigfaltigkeit der Anordnung der Makrosporen direkt eine Eigentümlichkeit der Familie zu sein.

Die Entstehung von vier Makrosporen wurde bei allen bisher untersuchten *Thymelaeaceae* festgestellt bis auf eine Ausnahme, nämlich bei der sich parthenogenetisch vermehrenden *Wikstroemia indica* (STRASBURGER 1910, WINKLER 1906).

Es entwickeln sich niemals alle vier Makrosporen weiter, sondern die drei oberen verkümmern und ihr Inhalt geht endlich ganz zugrunde. Auch die Trennungswände verschwinden einschließlich der Wand gegen die chalazale Spore. Diese wächst nun auffallend und nimmt bald den ganzen Raum der früheren Mutterzelle ein, indem sie die verkümmerten Protoplasten der anderen Sporen abdrängt. Fälle, in denen eine andere als die unterste Makrospore die übrigen überdauerte, habe ich nicht vorgefunden, wenn dies auch nach der Situation in Abb. 3, Fig. 20, möglich erscheint.

Jedenfalls werden solche Auslesen auch in der Literatur als Ausnahmefälle angegeben, z. B. bei *Daphne odora* von OSAWA (1913) (zitiert nach SCHNARF, 1931).

In der Reihe der *Myrtales* kommen Abweichungen bezüglich der Ausbildung der Makrospore bei folgenden Familien vor:

Penaeaceae: überhaupt andere Art der Entwicklung der Makrosporenmutterzelle.

Elaeagnaceae: nach SERVETTAZ entstehen bloß drei Makrosporen, nur ausnahmsweise vier; eine wird zum Embryosack.

Melastomataceae: bisweilen wird eine nicht chalazale Zelle zum Embryosack.

Oenotheraceae: fast immer wird die mikropylare Makrospore zum Embryosack, oft dauern auch die anderen drei Makrosporen aus.

3. Der Embryosack

a) Kernteilungen

Die für den Embryosack erlesene Spore wächst zunächst bedeutend unter Verdrängung der drei übrigen Sporen. Noch auffallender ist das Wachstum nach der ersten Kernteilung, wie ein Vergleich der Fig. 17 und 23 in Abb. 3 zeigt. Bei der bedeutenden Größe des Nuzellus ist aber — und zwar auch späterhin — von einer Resorption seines Gewebes keine Rede.

Der ersten Kernteilung folgt keine Zellteilung. Durch weitere zwei solche Teilungsschritte wird die Zelle achtkernig.

Die nach der ersten Kernteilung durch eine große Vakuole auffällig hervortretende Polarität bleibt auch weiterhin erhalten, und zwar so, daß bei den weiteren Teilungen die Tochterkerne am betreffenden Pol verbleiben (Abb. 3, Fig. 23, 24).

Kernteilungsfiguren waren leider in meinen Präparaten nicht enthalten. Damit fehlt auch der genauere Aufschluß über die Verwandtschaft der Kerne und besonders der sich daraus entwickelnden Zellen des Eiapparates.

An den polaren Kerngruppen konnte ich das Abwandern je eines Kernes (Polkernes) gegen die Mitte des Embryosackes beobachten (Abb. 3, Fig. 24). Gleichzeitig erschien das Plasma zwischen den übrigen Kernen durch feine Spalten zerteilt; es hatten sich Zellen gebildet. Die Polkerne treffen wohl in der Mitte des Embryosackes aufeinander, später aber wandern sie gemeinsam gegen die chalazale Zellgruppe und legen sich dort fest (Abb. 3, Fig. 32 p).

Durch die Plasmateilung entstehen am mikropylaren Pol die drei Zellen des Eiapparates, am chalazalen die drei Antipodenzellen. Das Plasma um die beiden Kerne, die sich von ihren Gruppen lösten, gegen die Mitte des Embryosackes wanderten und sich dort aneinanderlegten, zeigt keine einheitliche Abgrenzung; diese Gruppe bildet die sogenannte Endospermanlage.

Der Embryosack ist neuerlich gewachsen; er bleibt lange eiförmig, später bildet er eine Röhre, die aber noch zur Zeit der Befruchtung kaum über die Hälfte des Nuzellus hinabreicht.

Eine einheitliche Membran ist um den reifen Embryosack nicht mehr festzustellen; Nachbarzellen mit teilweise zerrissenen Wänden schließen ihn ein.

In vollkommen ausgebildetem Zustand befindet sich der Embryosack bereits vor Eintritt der Winterruhe. Diese Beobachtung machte bereits HOFMEISTER (1849) an *Daphne laureola* und DAHLGREN (1915) an *Daphne mezereum*.

Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt also bei *Daphne laureola* nach dem Normaltypus.

Den ganz gleichen Entwicklungsgang beim Entstehen des Embryosackes konnte ich auch bei *Daphne cneorum* (Abb. 3, Fig. 25, 26) und *Passerina pectinata* (Abb. 3, Fig. 27, 29) feststellen. Übereinstimmung mit anderen Arten erkannte ich aus den Berichten STRASBURGERS (1909), WINKLERS (1906), VESQUES (1879) und GUÉRINS (1916). Auch die in der Bildung und Ausreifung der Makrospore abweichende *Wikstroemia indica* stimmt in der Entwicklung und im äußeren Bau des Embryosackes mit den normalgeschlechtlichen *Thymelaeaceae* überein. Die drei von mir beobachteten Arten fügen sich also dieser weitestgehenden Einheitlichkeit der ganzen Familie ein.

Bezüglich der Eingliederung der *Thymelaeaceae* in die Reihe der *Myrtales* und besonders bezüglich ihrer Stellung nächst den *Elaeagnaceae* haben meine Untersuchungen (im Verein mit einer Angabe OSAWAS, 1913, für *Daphne odora*) an der männlichen Geschlechtsgeneration, dem reifen Pollen, Unterschiede aufgedeckt. Dies kann in bezug auf die weibliche Geschlechtsgeneration, den reifen Embryosack, nicht behauptet werden; denn in dieser Beziehung tritt vor allem kein auffällender Unterschied gegen die *Elaeagnaceae*, die ebenfalls einen 8-kernigen Embryosack nach dem Normaltypus ausbilden, hervor. Bloß gegen die *Penaeaceae* und *Gunneraceae* (16-kerniger Embryosack) und gegen die *Oenotheraceae* (4-kerniger Embryosack) treten Unterschiede auf.

b) Der Eiapparat

Die drei mikropylaren Zellen des Embryosackes entwickeln sich zum Eiapparat. Die Synergiden liegen nebeneinander am Scheitel (Abb. 3, Fig. 30). Frühzeitig bilden sich in ihrem Plasma Vakuolen, die zuletzt zu einer großen zusammenschmelzen, die sich am unteren Zellende festlegt und den Kern nach oben drängt (Abb. 3, Fig. 31 s, Fig. 25, 27). Besondere Strukturen (z. B. ein Fadenapparat) fallen an den Synergiden nicht auf.

Die Eizelle ist ein wenig tiefer im Embryosack befestigt, ihr Kern liegt meist unterhalb ihrer Mitte, darüber liegt eine Vakuole (Abb. 3, Fig. 31, ei). Die Eizelle wächst zu bedeutender Größe heran, ihr Plasma wird wabig. Ihr Kern ist von einer deutlichen Membran umgeben, bleibt lange in sichtlichem Ruhezustand und besitzt einen auffallend großen Nukleolus, in dessen Nähe gegen die Befruchtungsreife zu ein zweiter, aber winzig kleiner Körper, vielleicht ein zweiter Nukleolus, erscheint. Irgendwelche andere Inhaltskörper, wie z. B. Plastiden, die SCHIMPER (1885) bei *Daphne Blagayana* (Angabe nach SCHNARF, 1929) festgestellt hat, habe ich nicht wahrgenommen.

c) Die Endospermanlage

Die beiden Kerne der Endospermanlage, deren jeder einer anderen polaren Vierergruppe entstammt, legen sich dicht aneinander, so daß sie

einseitig stark abgeplattet erscheinen, und wandern gemeinsam gegen das chalazale Ende des Embryosackes bis knapp an die Antipodenzellen, wo sie in einer Plasmaansammlung bis zur Befruchtung verbleiben (Abb. 3, Fig. 32 p). Die Kerne sind sehr groß und der Gestalt und Beschaffenheit nach ganz gleichartig; je ein großer Nukleolus ist zu sehen; daneben findet sich zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit ebenso wie im Eikern ein wie ein zweiter Nukleolus aussehender, dunkel gefärbter runder Körper vor.

Bis in die spätesten Reifestadien des Embryosackes habe ich sowohl bei *Daphne laureola* als auch bei *D. cneorum* und *Passerina pectinata* die beiden Polkerne dicht aneinanderliegend, aber niemals verschmolzen gefunden.

Deren langes Getrenntsein, wohl aber doch eine späte Vereinigung erwähnen auch WINKLER (1906), STRASBURGER (1909) und GUÉRIN (1916). Meine Vermutung geht dahin, daß sich diese Vereinigung erst im Moment der Befruchtung, also beim Hinzutreten des Spermakernes vollziehe.

d) Der Antipodialapparat

Am chalazalen Ende des Embryosackes entstanden die drei sogenannten Antipodenzellen in gleicher Größe wie die Zellen des Eiapparates. Meist liegen zwei zuunterst nebeneinander, eine einseitig darüber (Abb. 3, Fig. 33). Frühzeitig kommt es in ihnen zu Kernteilungen, bei denen ich deutliche Mitosenfiguren beobachten konnte (Abb. 3, Fig. 28). Diesen Kernteilungen folgt immer eine Teilung der Zellen, so daß nur einkernige Zellen anzutreffen sind. Sie sind in den Präparaten stets durch eine deutliche helle Zone voneinander getrennt (Abb. 3, Fig. 26, 28, 29, 32, 33). Die Kernteilungen gehen nicht in allen Zellen gleichzeitig vor sich; welche Zelle sich zuerst teilt, konnte ich nicht feststellen. Vielleicht auch bleiben die Teilungen in manchen Zellen ganz aus. So findet man als erhöhte Kern- und Zellenzahl zuerst nicht sechs, sondern bloß vier oder fünf. Die Zellen bleiben nach diesen Teilungen klein. Drüsiger Charakter fällt wohl in Anbetracht der geringen Plasmamengen und der nicht vergrößerten Kerne kaum auf.

Die Zellen sind annähernd isodiametrisch, es kommen aber auch langgestreckte vor. Sie bleiben dicht gedrängt im untersten Teil des Embryosackes und nehmen sich besonders neben den knapp darüberliegenden großen Polkernen klein und verkümmert aus (Abb. 3, Fig. 32). Von einer tatsächlichen frühzeitigen Verkümmern ist aber keine Rede, da die Kerne lange Zeit hindurch Aktivität zeigen und durch fortgesetzte Teilungen eine enorme Zellmasse ergeben, in der ich zuletzt 30 bis 40 und noch mehr Zellen zählen konnte. Durch diese rasche Zellvermehrung im unteren Embryosack erhält dieser dort oft eine zapfenförmige Ausstülpung, die beinahe wie ein Haustorium aussieht. Später aber gleicht

sich dieser Vorsprung wieder aus. Die enorme Vermehrung der Antipodenzellen ist wohl trotz des Kleinbleibens der Einheiten nach der Ansicht SCHNARFS eine Art der Förderung, die neben andersartigen Förderungen oft in der gleichen Familie auftritt, z. B. neben Hypertrophie der Kerne. Daß die Zellen trotz ihres wenig drüsigen Aussehens ernährungsphysiologische Funktionen haben, und zwar für die Polkerne und das Endosperm, ist aus der großen Nähe der Polkerne zu folgern.

Da die Antipodenzellen wegen ihrer Kleinheit schon frühzeitig verkümmert erscheinen, obwohl das mit den Tatsachen gar nicht übereinstimmt, kann man auch schwer über den Höhepunkt ihrer Entwicklung eine Feststellung machen. Jedenfalls ist aber unmittelbar nach der Befruchtung von einer neuerlichen Förderung des Wachstums oder erneuter Kerntätigkeit nichts zu bemerken.

Noch im reifenden Samen sind die zerstörten Zellen als dunkle Punkte auf der Hypostase zu sehen.

Nach GUÉRIN (1916) finden sich im Embryosack der *Thymelaeaceae* stets mehr als drei kleine Antipodenzellen vor. PROHASKA (1884) und STRASBURGER (1885) fanden bei *Daphne Blagayana* viele, OSAWA (1913) bei *D. odora* drei bis sechs, bei *D. pseudomezereum* 30 und mehr. Eine Ausnahme dürfte bloß *Wikstroemia indica* machen, deren drei Antipodenzellen überdies als besonders klein und vergänglich beschrieben werden (WINKLER, 1906, STRASBURGER, 1909).

In der ganzen Reihe der *Myrtales* sind die *Thymelaeaceae* in bezug auf die vermehrten Antipoden alleinstehend. Diese werden im Gegenteil für fast alle übrigen Familien als klein und vergänglich angegeben; nur bei den *Hydrocaryaceae* zeigt sich eine andere Förderungsart, nämlich Hypertrophie der Kerne.

Größere systematische Bedeutung dürfte aber den vermehrten Antipodenzellen nicht zukommen, da ja die Anlage, auf die sie zurückzuführen sind, die normale ist. Nach SCHNARF (1931) kommen solche Förderungen der Antipodenzellen „in allen möglichen Verwandtschaftskreisen unabhängig voneinander“ vor.

Neben meinem ausführlichen Bericht über den Embryosack von *Daphne laureola* will ich nur kurz anführen, daß auch bei *D. cneorum* und *Passerina pectinata* die Ausreifung des Embryosackes in ähnlicher Weise erfolgt, sogar auch in bezug auf Einzelheiten, nämlich die Vermehrung der Antipodenzellen und das lange Beisammenbleiben der Polkerne ohne Verschmelzung (Abb. 3, Fig. 25, 26, 29).

III. Der Obturator

Während sich der Embryosack bis zum Zustand der Befruchtungsfähigkeit entwickelt, treten auch in seiner Umgebung Veränderungen auf, die sichtlich in Beziehung zur Befruchtungsbereitschaft stehen.

In der Samenanlage selbst ist der Weg des Pollenschlauches vorgezeichnet durch eine deutliche Mikropyle, die bei *Daphne laureola* und *D. cneorum* ziemlich kurz und bloß vom inneren Integument gebildet (Abb. 4, Fig. 1, 2), bei *Passerina pectinata* dagegen langgestreckt, oben umgebogen und von beiden Integumenten umschlossen ist (Abb. 3, Fig. 10).

Zur Zeit der Befruchtung sah ich auch tatsächlich bei *Daphne laureola* Pollenschläuche den Weg durch die Mikropyle nehmen und durch die Nuzelluskappe zwischen deren Zellen durchwachsen, um so auf kürzestem Wege, aber doch in vielfach winkeligem Lauf — dem Zellenbau des Gewebes entsprechend — zum Embryosack zu gelangen (Abb. 4, Fig. 8).

Porogamie dürfte in der ganzen Familie der *Thymelaeaceae* als Normalverhalten vorkommen, wenigstens liegen keine gegenteiligen Feststellungen vor. Auch die ganze Reihe der *Myrtales* stimmt, soweit Angaben vorliegen, darin überein bis auf die bezüglich ihrer Reihung auch sonst fraglichen *Gunneraceae* und *Hippuridaceae* und Ausnahmefälle bei den *Oenotheraceae*.

Wie gelangt nun der Pollenschlauch in den Bereich der Samenanlage?

Bei *Daphne laureola* sitzt die Samenanlage tief unten im Fruchtknoten. Das Dach der Fruchtknotenhöhle, das in der Mitte in einen kurzen Griffel ausläuft, ist sehr hoch. Daran zeigt sich nun oberhalb der Samenanlage zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit ein auffallend ausgebildetes Gewebe, das anscheinend in Beziehung zur Samenanlage steht, in anderen Pflanzengruppen aber nicht vorkommt.

Über dieses Gewebe äußerten sich bereits BRONGNIART (1826), HOFMEISTER (1849), CAPUS (1878), VESQUE (1879) und später vor allem WINKLER (1906), STRASBURGER (1909) und GUÉRIN (1916). WINKLER führt für dieses Gewebe der *Thymelaeaceae* den für ähnliche Bildungen gebräuchlichen Namen „Obturator“ ein.

Meine Untersuchungen bezogen sich natürlich auch auf diesen Obturator. Vor allem galt es dabei folgende Fragen zu beantworten: Wo und wann entsteht er? Wird er als eigenes Organ angelegt, oder entsteht er durch spätere Umbildung gewisser Gewebepartien? Sind Ähnlichkeiten mit den Bildungen im Griffelkanal, an der Narbe u. a. o. festzustellen? Welche Unterschiede in Einzelheiten zeigen sich innerhalb der Familie? Welche Funktion hat er übernommen? Sind Ähnlichkeiten im Bau und in der Funktion mit den Obturatoren anderer Pflanzengruppen festzustellen? Welche Umstände können wohl für sein Auftreten in Betracht gezogen werden?

Das als Obturator anzusprechende Gewebe hebt sich in allen Fällen im Fruchtknoten auffällig von seiner Umgebung ab. Bei *Daphne laureola* findet es sich am unteren Ende des Griffelkanals oberhalb der Mikropyle

vor und erstreckt sich gleichmäßig nach allen Seiten über das Dach der Fruchtknotenhöhle bis knapp über den äußeren Rand des Außeninteguments und auf der einen Seite bis zum Funikulus. Es ist dies eine ziemlich große Ausdehnung im Umkreis, da ja die Integumente sehr dick sind.

Bei *Daphne cneorum* ist der Bau des Fruchtknotens nur wenig anders und die Lage des Obturators ähnlich. Nur sitzt die Samenanlage höher oben und das Dach der Fruchtknotenhöhle, das ebenfalls einen kurzen Griffel trägt, ist deshalb nicht so hoch. Der Griffelkanal, der bei *Daphne laureola* sehr schmal angelegt und zuletzt kaum mehr wahrzunehmen ist, bleibt hier dauernd breit und deutlich sichtbar. Die Obturatorzone reicht hier nicht ganz bis zum Rand des Außeninteguments, wohl aber auf der einen Seite bis auf den Funikulus.

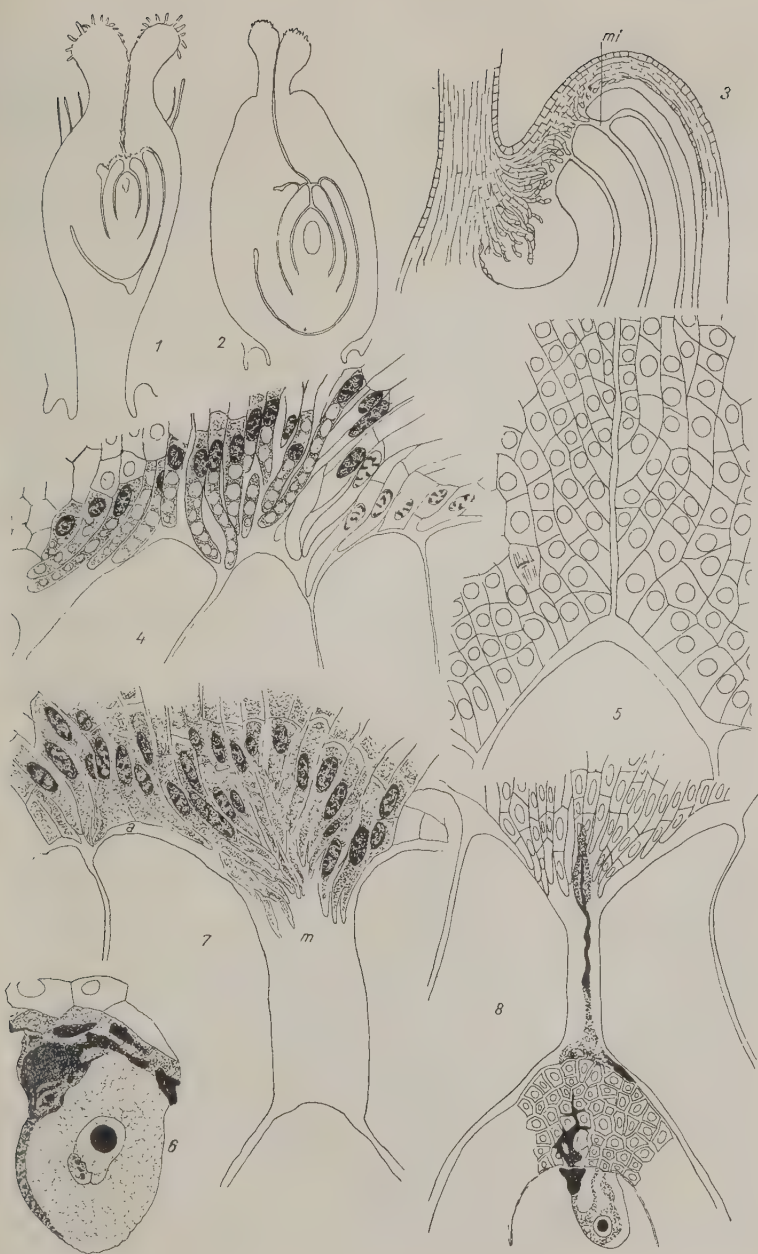
Die Lage des Obturators von *Passerina pectinata* ist der vom *Daphne*-Typus abweichenden Form des Fruchtknotens und der Samenanlage angepaßt. Das Dach der Fruchtknotenhöhle ist hier äußerst dünn — oft nur drei bis vier Zellagen stark (Abb. 4, Fig. 3). Der Griffel mit dem feinen, fast nie zur Gänze sichtbaren Kanal sitzt seitwärts auf und gegen ihn hin biegen sich die Ränder der sehr hoch aufgefalteten Integumente. Die Mikropyle wird am oberen Ende auch vom äußeren Integument gebildet. Die Obturatorzone befindet sich nicht in der Mitte des Fruchtknotens, sondern seitlich; vom Griffelansatz ausgehend, erstreckt sie sich über das Dach der Fruchtknotenhöhle und reicht auf einer Seite bis auf den Funikulus.

Die Grenzen des Obturators gegen die normale Epidermis der Wand der Fruchtknotenhöhle sind fast immer leicht festzustellen, die gegen das Gewebe des Griffelkanals aber nicht; vielmehr gehen beide Gewebe ineinander über.

Wie verhält es sich nun mit dem Zeitpunkt der Entstehung des Obturators?

Der junge Fruchtknoten von *Daphne laureola* zeigt, wenn die Samenanlage noch ungegliedert ist, keinerlei auffallende Bildungen an der Innenwand und im Griffelkanal. Erst wenn die Auffaltung der Integumente ungefähr auf halbem Wege ist, beginnen sich die Epidermiszellen am Dach der Fruchtknotenhöhle innerhalb der vorhin erwähnten Zone

Abb. 4. Fig. 1. *Daphne cneorum*, Fruchtknoten. — Fig. 2. *Daphne laureola*, Fruchtknoten. — Fig. 3. *Passerina pectinata*, Teil des Fruchtknotens mit Obturator. — Fig. 4. *Daphne cneorum*, Teil des Fruchtknotens mit Obturator. — Fig. 5. *Daphne laureola*, Teil des Fruchtknotens mit Griffelkanal. — Fig. 6. *Daphne laureola*, Eizelle in Befruchtung. — Fig. 7. *Daphne laureola*, Teil des Fruchtknotens mit Obturator. — Fig. 8. *Daphne laureola*, Pollenschlauchweg im Gebiete der Samenanlage. — (Vergr.: Fig. 1 und 2 ungefähr 40 fach; Fig. 3 ungefähr 150 fach; Fig. 4, 5 und 7 ungefähr 400 fach; Fig. 6 ungefähr 750 fach; Fig. 8 ungefähr 220 fach.)



in die Länge zu strecken und im unteren Teil des Griffels bilden sich lange Zellreihen aus, die unter einem Winkel zum Kanal ziehen (Abb. 4, Fig. 5) und endlich ihre Enden papillös auswölben. Zu gleicher Zeit entstehen auch die Narbenpapillen.

Bei *Daphne cneorum* habe ich über die Art des Entstehens des Obturators ähnliche Beobachtungen gemacht; nur geht hier die Ausbildung rascher vor sich und im Griffelkanal entstehen die Papillen früher als am Griffelkopf.

Bei *Passerina pectinata* dagegen eilt die Narbe in ihrer Entwicklung weit voraus und besteht bereits aus sehr langen, mit eigenartigen undurchsichtigen Massen erfüllten Papillen, während sich neben der noch ganz unentwickelten Samenanlage am Dach der Fruchtknotenhöhle die Epidermiszellen auszuwölben beginnen.

Nach WINKLER beginnt die „Wucherung“ bei *Wikstroemia indica* mit dem Auswölben der Narbenpapillen und Griffelkanalzellen, nach GUÉRIN bei *Thymelaea* ebenfalls neben der ganz unreifen Samenanlage, so daß der noch freiliegende Nuzellus ganz vom Obturatorgewebe bedeckt erscheint.

Der Obturator von *Daphne laureola* u. a. wird also nicht von vornherein als ein eigenes Organ angelegt, sondern die Wand der Fruchtknotenhöhle und das Ende des Griffelkanales, die Orte seiner Entstehung, zeigen zuerst gewöhnliche Form und Ausbildung. Er wird erst durch nachträgliche Spezialisierung gewisser Gewebeteile gebildet. Im Griffel ist er die unmittelbare Fortsetzung des normalen Leitungsgewebes für den Pollenschlauch.

Den Ursprung betreffend besteht also hier ein großer Unterschied gegenüber den Obturatoren anderer Familien: Bei den *Euphorbiaceae* (SCHWEIGER, 1905), bei *Linum perenne* (PAYER, 1857, S. 67) und mehreren *Rosaceae* (PÉCHOUTRE, 1902, RUEHLE, 1924) wird der Obturator nämlich ausdrücklich als „neu gebildetes Organ“, das auf der Plazenta oberhalb des Ovularhöckers angelegt wird, geschildert. Daß auch diese Obturatoren nur Fortsetzungen — wenn auch nicht unmittelbare — des Leitungsgewebes des Griffels gegen die Mikropyle sind, wurde schon frühzeitig erkannt und von SCHWEIGER (1905) ausführlich behandelt. Für *Daphne* legte schon CAPUS (1878) fest, daß zur Abkürzung des Pollenschlauchweges ein Strang leitendes Gewebe direkt vom Griffel zur Mikropyle führe.

Wie entwickelt sich nun der Obturator weiter und welches Aussehen zeigt er zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlage?

Nach beendeter Auffaltung bilden bei *Daphne laureola* die Integumente einen trichterförmigen Zugang zur Mikropyle (Abb. 4, Fig. 8). In diesen Trichter hinein wuchert nun das Obturatorgewebe; dies geschieht erstens durch Anlegung langer Zellreihen, zweitens durch Streckung der Einzelzellen, drittens durch papillöse Verlängerung der Endzellen. Ob

in dieser Wucherung der Griffelkanal bestehen bleibt, ist in dem Gedränge dicht aneinanderliegender und sich auch überkreuzender Zellfäden nicht leicht festzustellen. Zuletzt sitzt der Obturator wie ein Pfropf auf der Samenanlage.

Bei *Daphne cneorum* und *Passerina pectinata* kann man von einer Pfropfbildung nicht sprechen, hier ist der Obturator weniger auf einen Punkt konzentriert.

Hinsichtlich des Baues des Obturators will ich noch einiges hinzufügen:

Bei *Daphne laureola* besteht das Obturatorgewebe an seinem äußeren Rande aus einer einzigen Lage verlängerter Zellen, die sich der Form der Integumente dicht anlegen; besonders lange Zellen schieben sich in die Rinne zwischen beiden Integumenten ein. Diese Zellen sind aber fast niemals papillenartig, sondern ihre Enden sind breit und flach und bilden miteinander eine einheitliche Kontur (Abb. 4, Fig. 7 a). Gegen die Mikropyle zu aber sieht man, daß dort der Obturator sich aus deutlichen Zellreihen zusammensetzt, deren Elemente stark verlängert sind. Besonders auffällig verlängert ist immer das Endglied. Im Gegensatz zu den zylindrischen Randzellen sind die im Umkreis des inneren Integumentes, besonders der eigentlichen Mikropyle liegenden Endzellen nach unten hin in eine Spitze auslaufend, und der in den „Trichter“ eindringende Teil des Obturators sieht im Längsschnitt oft wie ein Fächer aus. Nur die zugespitzten Enden der Zellen sind zuletzt papillenartig ausgebildet, nur hier ist der Zusammenhang des sonst ziemlich kompakten Gewebes gelöst (Abb. 4, Fig. 7 m). Bei *Daphne laureola* drängt sich dem Beobachter wohl der Eindruck auf, die Aufgabe dieses Gewebes müsse es sein, zu einem bestimmten Punkte zu führen.

Bei *Daphne cneorum* ist das Endbündel viel lockerer, die langen Endzellen sind viel weitergehend aus dem Gewebeverband gelöst und hängen frei und schlauchartig mit nicht besonders spitzen, leicht gekrümmten Enden vom Dach der Fruchtknotenhöhle in die Mikropyle hinein, aber auch außerhalb dieser auf die Integumente und zwischen ihnen herab (Abb. 4, Fig. 4). Besonders auffällig nehmen sich die langen freien Schläuche in der Gegend des Funikulus neben den gewöhnlichen Epidermiszellen aus.

Bei *Passerina pectinata* ist dieser Teil des Obturators überhaupt nicht büschelförmig, sondern das ganze Gewebe besteht aus einem lockeren Geflecht von mehrgliedrigen losen Zellfäden, deren Enden gar nicht mehr so einheitlich wie bei *Daphne* zu einem Punkt führen, sondern nach allen möglichen Richtungen hin gekrümmt, gegen die Samenanlage wuchernd in die Mikropyle und auch zwischen die Integumente gelangen (Abb. 4, Fig. 3).

Alle Zellen des Obturators sind plasmareich und erscheinen in den Präparaten dunkel gefärbt, besonders zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit.

Sie enthalten große, chromatinreiche Kerne. In den langen Endzellen sind diese bei *Daphne laureola* besonders groß und ebenfalls langgestreckt und liegen ziemlich in der Mitte der Zelle (Abb. 4, Fig. 7). Bei *D. cneorum* liegen sie am oberen Ende der langen, freien Schläuche, während das untere von einem Plasma erfüllt ist, das dicht aneinandergereihte, große, kugelige Vakuolen führt (Abb. 4, Fig. 4). Mehrkernigkeit der Zellen kommt nicht vor. Die Zellwände sind zuerst sehr dünn, später scheinen sie gequollen und in den Präparaten stark lichtbrechend.

Niemals enthält der Obturator Gefäße oder steht mit solchen in unmittelbarer Verbindung. Dies ist auch in anderen Arbeiten über die *Thymelaeaceae* erwähnt.

Eine Abgrenzung des Obturatorgewebes vom übrigen Leitungsge-
webe des Griffels ist nicht möglich. Der Obturator ist vielmehr als Endteil dieses Leitungsge-
webes für den Pollenschlauch aufzufassen. Er ist auch aus den gleichen Bestandteilen aufgebaut, die aber von einem gewissen Zeitpunkt an besonderes Wachstum zeigen und eigenartige Endglieder ausbilden. Bei *Daphne laureola* könnte man von papillenartig auslaufenden zapfenförmigen Endgliedern sprechen, bei *D. cneorum* von haarartigen Endzellen und bei *Passerina pectinata* von mehrzelligen Haaren.

Nicht nur nach meinen Beobachtungen, sondern auch nach den Angaben der Literatur kommen also innerhalb der *Thymelaeaceae* Unterschiede in der Ausbildung des Obturators vor; anscheinend stellen z. B. die Gattungen *Wikstroemia*, *Thymelaea* und *Daphne* eine Gruppe mit ziemlich kompaktem Obturator dar, während eine andere Gruppe mit lockerem, in seinen Gliedern losem Obturator von *Peddiea*, *Gnidia*, *Lagetta*, *Passerina* u. a. gebildet wird.

Bei einem Vergleich der Obturatorbestandteile mit ähnlichen Bildungen in seiner Umgebung ergibt sich vor allem die Gleichartigkeit seiner Binnenzellen mit denen des übrigen Griffelleitungsge-
webes: Gestrecktsein der Zellen, reichlicher Plasmagehalt, dünne Wände, große Kerne. Mehr oder weniger papillenartige Endzellen sind ebenfalls im Leitungsge-
webe des Griffels und auf der Narbe bekannt.

Bei *Daphne laureola* ist wohl die Narbe, aber nicht der Griffelkanal papillös. Die Narbenpapillen unterscheiden sich in der Form von denen des Obturators dadurch, daß sie immer mit breitem Fußteil verankert dem Griffelkopf aufsitzen. Sie enthalten außer reichlichem Plasma und großen Kernen körnige Körper und stark lichtbrechende Tropfen, oft in diesen auch feste Ausscheidungen.

Bei *Daphne cneorum* sind Form und Inhalt der Narbenpapillen ähnlich. Im Gegensatz zu *Daphne laureola* trifft man aber auch im Griffelkanal, und zwar schon in sehr jungen Stadien, papillöse Vorwölbung der Zellen an; ein Längsschnitt zeigt mit größter Deutlichkeit die Einheitlichkeit des papillösen Leitungsge-
webes von der Narbe bis zur Mikro-

pyle: Große Papillen setzen am äußeren Rande des Griffelkopfes an, strahlen von ihm nach allen Seiten aus, legen sich gegen den Griffelkanal um und ziehen in geringerer Größe und nicht so verankert, schief nach innen und abwärts gerichtet, durch den ganzen Griffel und das Dach der Fruchtknotenhöhle und gehen in den eigentlichen Obturator über (Abb. 4, Fig. 1).

Bei *Passerina pectinata* ist diese Einheitlichkeit am wenigsten deutlich: Auffallend lange, nicht fest verankerte, durch anscheinend fette Inhaltsstoffe gänzlich undurchsichtige Narbenpapillen, glattes Leitungsgebe im sehr langen Griffel und anschließend der langhaarige Obturator.

Dem Leitungsgebe für den Pollenschlauch kommen eine mechanische und eine physiologische Funktion zu (vgl. CAPUS, 1878, SCHWEIGER, 1905). Auf die letztere weisen wohl das reichlich vorhandene Plasma, die riesigen, chromatinreichen Kerne und die dünnen Zellwände hin. Andere Inhaltsstoffe, wie z. B. in den Narbenpapillen, fallen aber nicht auf.

Die mechanische Aufgabe besteht wohl augenscheinlich darin, eine bestimmte Richtung für den Pollenschlauch zu erzielen. Dies ist am schönsten wohl bei *Daphne laureola* ausgedrückt dadurch, daß sich die leitenden Elemente, man könnte fast sagen: in einem einzigen Punkte vereinigen.

Die Funktion des Obturators der *Thymelaeaceae* als Leitungsgebe für den Pollenschlauch wurde schon von BRONGNIART (1826), HOFMEISTER (1849), CAPUS (1878) und VESQUE (1879) erkannt und später von STRASBURGER (1909) und GUÉRIN (1916) nachdrücklich hervorgehoben. Als tatsächlicher „Verstopfer“ der Mikropyle wird dieser Obturator bloß von WINKLER (1906), und zwar in bezug auf *Wikstroemia indica*, aufgefaßt, deren parthenogenetische Vermehrung damit in Zusammenhang gebracht wird.

Ich habe in den Präparaten mit befruchteten Samenanlagen zahlreiche Pollenschlauchteile im Obturator mit der Richtung gegen die Mikropyle vorgefunden. Verirrte Pollenschläuche, die z. B. versucht hatten, zwischen die Integumente einzudringen, zeigten sich nur hier und da. (Bezüglich der Arten *Daphne cneorum* und *Passerina pectinata* erstreckten sich meine Beobachtungen nicht bis in die Zeit der Befruchtung.)

Die Zusammensetzung des Leitungsgebewes für den Pollenschlauch zu einer einheitlichen Bahn zeigt sich also folgendermaßen: Bei *Daphne laureola*: Narbenpapillen, glattes Leitungsgebe im kurzen Griffel und im oberen Teil des Kanals, der durch das hohe Dach der Fruchtknotenhöhle führt, in dessen unterem Teil papillenartiges Auswachsen der Zellen und deren Vereinigung zu einem Obturator. Bei *Daphne cneorum*:

eine einheitliche papillöse Leitungsbahn von der Narbe durch den Kanal des kurzen Griffels und des ziemlich niedrigen Daches der Fruchtknotenhöhle, endigend in einem Obturator. Bei *Passerina pectinata*: Narbenpapillen, glattes Leitungsgewebe im feinen Kanal des besonders langen Griffels, fast unvermitteltes Ansetzen des Obturators am Griffelende, da das Dach der Fruchtknotenhöhle äußerst niedrig ist.

Die Frage bezüglich der Lebensdauer des Obturators beantwortet NETOLITZKY (1926): „Vom Obturator ist im reifen Samen der *Thymelaeaceae* (ebenso wie in anderen Pflanzenfamilien, in denen er vorkommt) nichts mehr zu finden.“

Ich habe nun schon mehrmals auf die Obturatoren anderer Pflanzengruppen hingewiesen. Um Unterschiede diesen gegenüber klarer hervorzuheben, bringe ich kurz folgende Übersicht: Diese Obturatoren entstehen als Wucherungen auf der Plazenta hängender Samenanlagen und wachsen gegen die Integumente und die Mikropyle. Ihre Anlage erfolgt zugleich mit der des Ovularhöckers. Es setzt sich in diesen Fällen das Leitungsgewebe des Griffels längs der Wand der Fruchtknotenhöhle fort bis auf die Plazenta und von hier aus bildet der Obturator die Überleitung zur Mikropyle. Solches Leitungsgewebe, meist als endotroph beschrieben, findet sich z. B. bei den *Euphorbiaceae* (MIRBEL, 1829, PAYER, 1857, BAILLON, 1858, SCHWEIGER, 1905). Auch Papillen- und Haarbildungen kommen dabei vor. Bei den *Rosaceae* treten ähnliche Obturatoren auf (RUEHLE, 1924, PÉCHOUTRE, 1902), ebenso bei den *Umbelliferae* (CAMMERLOHER, 1910). In nächster Verwandtschaft der *Thymelaeaceae*, nämlich bei den *Elaeagnaceae*, wird von SERVETTAZ (1909) ebenfalls „eine Art Obturator“ beschrieben, und zwar als Anschwellung des Funikulus in der Nähe der Integumentränder der apotropen Samenanlage. Außer den unter die „Neubildungen“ fallenden Obturatoren, die auf der Plazenta oder auf dem Funikulus entstehen, wird aber z. B. von ROWLEE (1896) ein Leitungsgewebe bei *Arisaema* beschrieben, und zwar bei atroper Samenanlage, das dem einiger *Thymelaeaceae* fast vollständig gleicht, nur daß es sich am Ende für zwei Samenanlagen aufteilt. Ein solches unmittelbar vom Ende des Griffelkanales zur Mikropyle führendes Leitungsgewebe findet sich auch bei *Valerianaceae* (ASPLUND, 1920) und bei den *Plumbaginaceae* (DAHLGREN, 1916).

Eines ist wohl allen Arten von Obturatoren gemeinsam: die Abkürzung des Pollenschlauchweges.

Daraus, daß der Pollenschlauch wohl meistens seinen Weg zu den Samenanlagen längs der Wand der Fruchtknotenhöhle nimmt, ist zu ersehen, daß eben in der ganzen Wand die Anlage zur Ausbildung eines besonderen Leitungsgewebes gelegen sein muß; dann ist auch dessen Konzentration auf bestimmte Stellen nichts Auffallendes. Nach WETTSTEIN (Handbuch, 3. Aufl., 1924, S. 526) herrscht nun bei den Angiospermen

eine ausgesprochene Tendenz zur Abkürzung des Pollenschlauchweges. So erscheint mir die Ausbildung von Obturatoren zur Erzielung einer solchen Abkürzung gerade bei ein- bis zweisamigen Fruchtknoten oder Fruchtknotenfächern besonders rationell; und tatsächlich beziehen sich auch die angeführten Berichte nur auf solche. Eine derartige Abkürzung des Pollenschlauchweges, wie sie nun der Obturator der *Thymelaeaceae* erreicht, nämlich von der Griffelbasis direkt in die Mikropyle, bedeutet dann das am weitesten vorgeschrittene Verhalten.

In der Reihe der *Myrtales* kommt die oben beschriebene Form des Obturators nur den *Thymelaeaceae*, und zwar als Familienmerkmal (GUÉRIN) zu. Ein Funikulusobturator bei nach unten gewendeter Samenanlage tritt in nächster Nachbarschaft der *Thymelaeaceae*, nämlich bei den *Elaeagnaceae* auf. Für die anderen Familien liegen keine derartigen Beobachtungen vor.

IV. Entstehung des Samens

1. Die Befruchtung

Meine Beobachtungen über die Befruchtung und deren Ergebnisse beziehen sich nur auf *Daphne laureola*.

Das reife Pollenkorn, das die beiden wurmförmigen Spermien enthält, beginnt auf der Narbe zu keimen. Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg durch den Griffel, dessen Kanallumen fast ganz verschwunden ist. Ob das Wachstum endotrop oder ektotrop erfolgt, ist schwer zu erkennen, da die Pollenschlauchstücke der Form und dem Inhalt nach große Ähnlichkeit mit den langgestreckten Zellen des Leitungsgewebes haben.

Durch den Obturator erfolgt die Überleitung zur Mikropyle. Längs ihrer Wand gelangt der Pollenschlauch auf den Nuzellus, dessen zahlreiche Zellagen er durchwachsen muß; dies geschieht entlang der — in den Präparaten stark lichtbrechenden — Membranen, so daß sein Lauf winkelig gebrochen aussieht (Abb. 4, Fig. 8). Ein Eindringen von „verirrten“ Pollenschläuchen mit Durchbrechen der Integumente war nie zu bemerken.

Es war mir nicht möglich, das Verhalten der Spermien im Pollenschlauch zu beobachten; hauptsächlich wegen der Überfärbung des ganzen Leitungsgewebes.

Einige Male traf ich den einen Spermakern am Endziel seines Weges, nämlich auf der Eizelle an. Sie zeigt sich in diesem Fall meist einseitig von dunkelgefärbten, mit Klumpen erfüllten Plasmamassen umrandet, die sich als breiter Strom über sie ergießen. Wahrscheinlich ist es der Inhalt sich entleerender Pollenschläuche vermischt mit dem der zerstörten Synergiden. Die Inhaltskörper der Plasmamassen sind durch lichtere Zonen voneinander getrennt, erscheinen manchmal eckig,

manchmal rund wie Kerne (Abb. 4, Fig. 6). Der Plasmafluß reicht stets bis zum untersten Ende der Eizelle. Von dort her dringt anscheinend der Spermakern in diese ein, denn ich fand ihn stets am untersten Ende des Eikernes vor. An welcher Stelle der Pollenschlauch die Spermien entläßt, konnte ich nicht erkennen. Jedenfalls war er niemals in die Eizelle eingedrungen. Das Innere einer befruchteten Eizelle zeigt folgendes Bild: Ihr ziemlich gleichmäßig verteiltes Plasma ist großmaschig und erscheint sehr licht. Darin befinden sich zwei Kerne, die an Größe sehr verschieden sind; der eine ist der Fläche nach wohl fünf- bis sechsmal so groß als der andere.

Nach Vergleich mit unbefruchteten Eizellen ist der große Kern der Eikern. Er liegt in der Mitte und hebt sich mit deutlicher, gleichmäßig runder Grenzlinie sehr hell vom Zellplasma ab. Besonders auffällig ist der riesige Nukleolus. Ein Hervortreten der Chromatinsubstanz ist nicht zu bemerken; er befindet sich also trotz des anliegenden Spermakernes anscheinend im Ruhezustand.

Der auffallend kleine Spermakern liegt in all den von mir beobachteten Fällen dem Eikern unten dicht an, fast als wäre er angesaugt; er ist aber nicht, wie ich nach den Bildern, die der reife Pollen bot, erwartete, wurmförmig, sondern nimmt sich wie eine warzenförmige Anschwellung auf dem Eikern aus. Er zeigt eine deutliche Grenzlinie und im Gegensatz zum Eikern stark hervortretende Chromatinmassen, aber keinen Nukleolus im feinkörnigen Plasma. Solche rundliche Spermakerne auf Eizellen sind schon vielfach beschrieben worden; im Gegensatz dazu aber auch wurmförmige, wie z. B. von GERASSIMOVA (1933).

Spätere Vereinigungszustände der beiden Geschlechtskerne, insbesondere ihre Verschmelzung, habe ich in meinen Präparaten nicht angetroffen, wohl aber die Ergebnisse der vollzogenen Befruchtung. Nach SCHNARF (1929) bleiben ja die beiden Kerne wahrscheinlich eine Zeitlang in bloßer Berührung, ehe sich die eigentliche Verschmelzung vollzieht.

Über die Befruchtung der Endospermanlage geben meine Präparate auffallenderweise keine Auskunft. Neben den vorhin geschilderten frühesten Befruchtungsstadien der Eizelle fand sich immer schon ein mehrkerniges Endosperm vor, obwohl die Lage der Polkerne am Ende des sehr langen Embryosackes ganz in der Nähe der Antipoden wohl eine Verzögerung der zweiten Befruchtung hätte vermuten lassen. Daß diese tatsächlich stattgefunden, konnte ich an der Triploidie der Endospermkerne feststellen.

2. Der Embryo und das Endosperm

Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich durch mitotische Kernteilungen und anschließende Zellteilungen der Embryo. Während sich der Kern der Eizelle bei der Befruchtung ungefähr in deren Mitte befand,

zeigen sich nach der ersten Kernteilung beide Tochterkerne übereinander in der unteren Hälfte der Zelle, deren Gestalt sich nicht verändert hat. Zwischen ihnen bildet sich eine querliegende Wand, die die ursprüngliche Zelle in zwei ungleiche Teile zerlegt: in eine große Basalzelle, die oberhalb des Kernes bis gegen die Ansatzstelle zu eine riesige Vakuole enthält, und in eine viel kleinere Apikalzelle. Das um die Kerne lagernde Plasma lockert sich nach außen zu durch kleinere Vakuolen auf. Die Kerne enthalten nur je einen Nukleolus. Die nächsten Entwicklungsstufen ergeben nun z. B. folgende Bilder: Eine der Zellen (wahrscheinlich die Apikalzelle) hat sich geteilt, indem sie wieder eine querliegende Wand ausbildete; es liegen nun drei einkernige Zellen übereinander. Nach späteren Bildern ist zu vermuten, daß in der Basalzelle überhaupt keine weitere Teilung oder höchstens eine einzige stattfindet. (In einem Falle aber fand ich in einem zweizelligen Proömbryo zwei querliegende Spindeln vor.) Auch die weiteren Kernteilungen gehen nicht in allen Zellen des Embryos gleichzeitig vor sich. Man sieht z. B. im untersten Stockwerk bereits Quadrantenbildung, im darüberliegenden bloß eine einzige meridionale Wand. Durch fortgesetzte Teilungen nimmt der Embryo sehr bald eine annähernd kugelförmige Gestalt an; die Basalzelle ist nicht immer deutlich zu erkennen.

In der Endospermanlage setzen die Kernteilungen anscheinend sofort nach der Befruchtung ein, ohne daß also vorher eine Ruhepause ähnlich wie bei der Eizelle festgestellt werden konnte. Es sind ebenfalls gewöhnliche Mitosen mit Spindelfasern, an deren Enden das Plasma strahlige Struktur zeigt. Die Spindellage ist sehr verschieden. Die Teilungen setzen nicht in allen Kernen gleichzeitig ein; manchmal ist ein sogenanntes wellenförmiges Fortschreiten zu bemerken. Die durch die ersten Teilungen entstandenen Kerne bleiben nicht in der größeren Plasmaansammlung oberhalb der Antipodenzellen beisammen, sondern ziehen rasch am dünnen Wandbelag des sehr langgestreckten Embryosackes gegen das mikropylare Ende. So traf ich z. B. in einem Fall unter den ersten acht Kernen einen davon bereits neben der befruchteten Eizelle an. Die hohe Zahl der Chromosomen ist nicht leicht zu überblicken. Ich konnte oft bis 20 zählen, so daß Triploidie der Kerne mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist; dazu kommt noch, daß sich in solchen Kernen drei große Nukleolen befinden. Allerdings waren auch Endospermkerne mit zwei Nukleolen anzutreffen, manchmal auch mit einem einzigen.

Den Kernteilungen folgen keine Zellteilungen; in den Spindeln kann man auch keine entstehenden Zellplatten wahrnehmen. So kleidet bald ein vielkerniger Plasmabelag den Embryosack aus; ich habe z. B. oftmals gegen 300 freie Kerne darin gezählt. Die Bildung des Endosperms schreitet später von der Wand des Embryosackes gegen sein Inneres zu fort.

Wir haben also bei *Daphne laureola* sogenanntes nukleares Endosperm vor uns.

Auf welche Art die Zellbildung später darin erfolgt, habe ich aus den Präparaten nicht ersehen. Als Ergebnis sieht man einkernige polygonale Zellen mit deutlicher, derber Zellwand und Safträumen im Plasma. An der Wand des Embryosackes entstehen regelmäßige Zellschichten, was eigentlich bei der nachträglichen Zellbildung auffallend erscheint. Kernteilung findet auch noch nach der Zellbildung statt, denn man trifft in manchen Zellen auch zwei bis drei Kerne an. Am chalazalen Ende hält sich der zellenlose Zustand des Endosperms länger. In den zuletzt dort entstehenden Zellen sieht man dann mehrere Kerne oder einzelne Riesenkerne (mit zahlreichen Nukleolen), die mich an die Tapetumkerne erinnerten, in dichtem, dunkelgefärbtem Plasma liegen. Drüsige Beschaffenheit dieses Endospermteiles kann wohl daraus entnommen werden.

Meine Beobachtungen über Embryo- und Endospermbildung bei *Daphne laureola* stimmen mit den Berichten WINKLERS, STRASBURGERS und GUÉRINS über andere *Thymelaeaceae* ziemlich überein und es erscheint diese Familie diesbezüglich recht einheitlich (bis auf die Gattungen *Synaptolepis*, *Dicranolepis* und *Craterosiphon*) und ebenso die ganze Reihe der *Myrtales* bis auf die *Gunneraceae*, deren Stellung eben wegen der hier auftretenden zellularen Endospermbildung zweifelhaft ist (SCHNARF, 1929).

3. Die Samenschale

Im Nuzellus gehen also nach der Befruchtung gewaltige Veränderungen vor sich. Der Embryosack mit dem wachsenden Embryo und dem Endosperm verdrängt das ursprüngliche Gewebe fast ganz. Sein unteres Ende sitzt als säulenartiger Fuß einem widerstandsfähig gewordenen faserigen Gewebeteil des Nuzellus, der Hypostase, auf. Diese verflacht sich aus einem hügeligen Mittelteil nach außen. Sie besteht nach WISSELINGH aus Korkzellen mit verholzter Mittellamelle und ist nach NETOLITZKY charakteristisch für die Gattung *Daphne*.

Die Integumente bilden durch Veränderung ihrer Gewebe die Samenschale aus und haben im reifenden Samen folgenden Bau: Das innere Integument besitzt eine einzellige Innenepidermis, an der eine feine Streifung durch zarte radiale Verdickungsleisten der Zellwand zu bemerken ist. (Eine solche wird auch von NETOLITZKY, 1926, für die ganze Gattung *Daphne* angegeben.) Daran schließen vier oder mehrere Lagen mittelgroßer, mehr oder weniger gedrückter Zellen und dann folgt eine Außenepidermis, deren Zellen sich zu sogenannten Palisaden ausgebildet haben und eine Schicht bilden, die fast ebenso dick ist wie die übrigen Schichten des Integumentes miteinander. Neben einer radialen Streckung der Zellen fanden Teilungen in tangentialer Richtung

statt. Die Zellwände sind nach NETOLITZKY (1926, S. 232) verholzt und bei manchen Arten mit Tüpfeln ausgestattet.

Die regelmäßige Lage deutlicher, im Querschnitt eckiger Zellen, die auf die Palisadenschicht folgt, ist die Innenepidermis des äußeren Integumentes. Die Zellen sind im Gegensatz zu denen der analogen Schicht des Innenintegumentes besonders groß und fallen auch jetzt noch durch gut erhaltene große Kerne und reichliches Plasma auf. Verdickungsleisten der Membran sind nicht vorhanden. Die mehr oder weniger gedrückten Zwischenzellagen fallen jetzt noch mehr als früher durch große, blasig aufgetriebene Zellen auf. Die Außenepidermis besteht aus großen flachen Zellen und bildet eine Schicht, die sich kaum vom darunterliegenden Gewebe abhebt.

Die Gewebe der Samenschale sind bei *Daphne laureola* die gleichen, wie sie GUÉRIN für die ganze Familie der *Thymelaeaceae* als einheitlich schildert; besonders hervorgehoben wird die Ausbildung einer mächtigen Palisadenschicht. NETOLITZKY (1926) stellt im Bau der Samenschale der *Thymelaeaceae* große Ähnlichkeit mit den *Euphorbiaceae* und den *Malvales* fest. Noch auffälliger sind seine die *Elaeagnaceae* betreffenden Feststellungen, die ich schon anlässlich des Unterschiedes in der Pollenentwicklung zum Vergleich herangezogen habe und nun wiederhole: „Dagegen ist der Unterschied im anatomischen Bau des Samens der (sicherlich verwandten) Thymelaeaceen und Elaeagnaceen ganz überraschend.“ Die Außenepidermis des vielreihigen äußeren Integumentes bildet nämlich bei den *Elaeagnaceae* eine Schicht mit oft auffällig verdickter, auch verholzter Außenwand; das zwei- bis vierreihige Innenintegument zeigt keine Spur von Palisaden in der äußeren und auch keine Netzverdickungen in der inneren Epidermis.

Zusammenfassung über *Daphne laureola*

Pollenentwicklung

Die Antherenwand ist vierschichtig. Die Entstehung aller subepidermalen Zellagen erfolgt von der parietalen Schicht des Archespors aus. Die Tapetumschicht und die Mittelschicht sind Schwesterlagen.

Das Antherentapetum ist wahrscheinlich ein Sekretionstapetum. Die Kernteilungen darin sind gewöhnliche Mitosen, denen aber keine Zellteilungen folgen. Die Chromosomen nebeneinanderliegender Kerne treten oft zu gemeinsamer Metaphase einer neuerlichen Kernteilung zusammen. Unvollständige Kernteilungen und Kernverschmelzungen kommen ebenfalls vor.

Das sporogene Gewebe bildet mehrere Reihen von Pollenmutterzellen aus, in denen zwei Reifungsteilungen vor sich gehen. Die haploide Chromosomenzahl ist 9. Die Zellteilung erfolgt simultan durch Zerteilung des Plasmas von außen her ohne Anlage einer Zellplatte.

Der primäre Pollenkern teilt sich bei radial gerichteter Spindel, und zwar während er durch Vakuolen in die Nähe der Wand gerückt wird. Die generative Zelle ist sehr klein und teilt sich noch im Pollenkorn vor dessen Keimung. Die Spermien nehmen wurmförmige Gestalt an.

Die Samenanlage

Der Fruchtknoten enthält nur eine einzige epitrope, und zwar krassinuzellat-bitegmische Samenanlage.

Die Integumente bestehen aus fünf bis sechs Zellreihen. Die Mikropyle wird nur vom inneren Integument gebildet. Der Zugang zur Mikropyle wird durch die Integumentränder trichterförmig gestaltet und in diesen Trichter senkt sich das Dach der Fruchtknotenhöhle unter Ausbildung verlängerter Zellen, die mit dem Leitungsgewebe des Griffels in Zusammenhang stehen und einen Obturator bilden, dessen papillöse Endzellen in die Mikropyle hängen.

Der Nuzellus ist sehr groß. Am Scheitel bildet sich durch Teilung der Epidermiszellen eine sogenannte Nuzellarkappe.

Es tritt eine einzige sporogene Zelle auf, die eine Deckzelle abgibt, aus der am Scheitel des Nuzellus eine Zellmasse entsteht, die die epidermale Kappe verstärkt.

Die sekundäre Archesporozelle teilt sich somatisch nicht weiter, sondern erweist sich als Mutterzelle der Makrosporen. In zwei Reifungsteilungen, die mit Zellteilungen verbunden sind, bildet sie vier haploide Sporen aus. Deren Stellung ist linear oder T-förmig, oder es treten schiefe Wände auf. Bloß die chalazale Spore entwickelt sich weiter zum Embryosack.

Dieser reift nach dem Normaltypus, indem sich in drei Teilungsschritten zwei Viererkerngruppen an den zwei Polen bilden, die den dreizelligen Eiapparat, die zweikernige Endospermanlage und einen dreizelligen Antipodialapparat liefern. Die drei ursprünglichen Antipodenzellen vermehren sich durch mitotische Teilungen auf eine große Zahl.

Es findet doppelte Befruchtung statt. Der Pollenschlauch wird durch den Obturator direkt vom Ende des Griffelkanals in die Mikropyle geleitet (Porogamie) und durchwächst dann den vielschichtigen Nuzellus-scheitel.

Die Vereinigung der Polkerne erfolgt sehr spät, vermutlich im Moment des Hinzutretens des zweiten Spermiums.

Samenentwicklung

Die Embryobildung und Weiterentwicklung erfolgt auf normale Art. Ein Suspensor fällt nicht auf.

Das Endosperm besteht aus triploiden Kernen; Zellbildung erfolgt später gleichzeitig (nukleares Endosperm).

In der Samenschale entsteht eine mächtige verholzte Palisadenschicht aus der Außenepidermis des inneren Integumentes. Außerdem fallen an dessen Innenepidermis leistenförmige Membranverdickungen auf.

Schlußfolgerungen

Am Ende meiner Arbeit will ich, ausgehend von meinen eigenen Untersuchungen, die bisherigen Ergebnisse der embryologischen Arbeiten über die *Thymelaeaceae* in Beziehung bringen zur systematischen Stellung dieser Familie.

Die von mir untersuchten Arten beweisen auch bezüglich der embryologischen Merkmale Einheitlichkeit zunächst in der Unterfamilie der *Thymelaeoideae*. Daß auch zwischen den Unterfamilien ziemliche Übereinstimmung herrscht, hat GUÉRIN (1916) festgestellt.

Die ganze Familie der *Thymelaeaceae* wird — der Ausbildung des Sporophyten nach — von GILG (1894) als „eine außerordentlich natürliche und schon sehr lange als solche erkannte“ bezeichnet.

Die embryologischen Untersuchungen bestätigen diese Behauptung. Daß zu den äußeren Unterschieden, die die Einteilung z. B. in Gattungen und Arten begründen, auch mancherlei Unterschiede in Einzelheiten bei der Ausbildung der Geschlechtsgeneration vorkommen, konnte ich beobachten, z. B. solche im Bau der Integumente, der Mikropyle u. a. Leider fand ich für den Vergleich des männlichen Gametophyten in der Literatur zu wenig und meist nur lückenhaftes Material vor; die einzige Angabe über den reifen Pollen, nämlich daß er bei *Daphne odora* dreikernig ist (OSAWA, 1913), konnte ich nun für neun andere Arten erweitern, und zwar darunter noch für zwei andere Gattungen außer *Daphne*, so daß diese Erscheinung nun wohl auch als Familienmerkmal angesehen werden kann.

In der Familie der *Thymelaeaceae* finden sich unter den embryologischen Merkmalen einerseits ursprüngliche, daneben auch stark abgeleitete. Zu den ursprünglichen gehören: 1. der parietale Ursprung des Tapetums, 2. dessen sekretorische Tätigkeit, 3. Mehrreihigkeit der Pollenmutterzellen, 4. deren simultane zentripetale Teilung (Wertung aber noch fraglich, nach SCHNARF, 1931), 5. die krassinuzellate Samenanlage, 6. in vereinzelt Gattungen Nuzellargefäße (von NETOLITZKY aber als abgeleitete Bildungen betrachtet), 7. Bildung von vier Makrosporen, 8. Entwicklung des Embryosackes nach dem Normaltypus.

Abgeleitete Bildungen sind: 1. der dreikernige Pollen, 2. die mehrreihigen Integumente, 3. das einzellige Archespor der Samenanlage, 4. die Vermehrung der Antipoden, 5. nukleares Endosperm, 6. der eigenartige Obturator zur weitestgehenden Abkürzung des Pollenschlauchweges.

Im Systeme WETTSTEINS (1911, 1924) stehen die *Thymelaeaceae*

zwischen den *Geissolomataceae* und den *Elaeagnaceae* und bilden mit diesen beiden Familien sowie mit den *Penaeaceae* und den *Oliniaceae* eine „eigene Entwicklungsreihe“, die unter den *Myrtales* „recht isoliert“ dasteht. ENGLER hatte diese Gruppe in sein System zuerst (1892) als eigene Reihe *Thymelaeales* aufgenommen; später (1898) hat er sie als Unterreihe *Thymelaeineae* in die Reihe der *Myrtiflorae* eingefügt und in dieser Stellung sind sie in seinem System auch weiterhin verblieben. GILG gibt in seiner Abhandlung „Verwandtschaftsverhältnisse der *Thymelaeales*“ (1894) über die verschiedene Einreihung, die diese früher erfahren haben, einen Überblick. Ich will unter den Familien, zu denen sie in Beziehung gebracht wurden, nur die *Santalaceae*, die *Proteaceae* und die *Rhamnaceae* nennen. Die früheren Reihungen wurden nach GILG auf Grund tatsächlicher habitueller Übereinstimmung, aber wegen fälschlich angenommener primärer Apetalie anstatt der später richtig erkannten Apopetalie vorgenommen. Die Zusammengehörigkeit der obengenannten fünf Familien wurde aber schon frühzeitig erkannt und in den verschiedenen Systemen festgelegt. Eine Ausnahme bildet wohl nur das System HUTCHINSONS (1926), das in die Reihe der *Thymelaeales* die *Nyctaginaceae* bringt, dagegen die *Oliniaceae* zu den *Lythrales* und die *Elaeagnaceae* zu den *Rhamnales* versetzt.

Ich will mich nun bloß darauf beschränken, die Stellung der *Thymelaeaceae* in der oben angeführten Gruppe vom Standpunkt der embryologischen Untersuchungen aus kurz zu beleuchten:

Die *Penaeaceae* unterscheiden sich gewaltig durch ihre Makrosporen- und Embryosackentwicklung von den *Thymelaeaceae*. Über ihre Pollenentwicklung bestehen keine Angaben.

Von den *Geissolomataceae* sind die embryologischen Verhältnisse für eine systematische Auswertung zu wenig bekannt, von den *Oliniaceae* überhaupt nicht.

Die letzte Familie dieser Gruppe sind die *Elaeagnaceae*. Deren innigste Verwandtschaft mit den *Thymelaeaceae* wurde oftmals betont. GILG (1894) nimmt in einer eingehenden Arbeit für diese Feststellung die *Thymelaeaceae* als Ausgangspunkt, SERVETTAZ (1909) die *Elaeagnaceae*.

Die Ergebnisse der embryologischen Untersuchung decken aber hier doch mancherlei Unterschiede auf, denen systematischer Wert zukommt. Sie bestehen sowohl bei der Ausbildung des weiblichen als auch des männlichen Gametophyten.

So findet es NETOLITZKY (1926) „überraschend“, daß bezüglich der Samenbildung zwischen diesen so nahe verwandten Familien sehr große Unterschiede auftreten; es handelt sich hauptsächlich um die Samenschale. Dazu kommt noch, wenn auch von geringerer systematischer Bedeutung (nach SCHNARF, 1931), die Vermehrung der Antipoden bei den *Thymelaeaceae*.

Am männlichen Gametophyten bemerkt man folgenden Unterschied: Bei den *Elaeagnaceae* findet die Ausbildung der Gameten erst im Pollenschlauch statt, wie ich durch meine Untersuchungen an *Elaeagnus angustifolia* feststellen konnte (FUCHS, 1936). Das Pollenkorn der *Thymelaeaceae* dagegen ist nach meinen Beobachtungen an neun Arten und nach einer Angabe OSAWAS (1913) über *Daphne odora* dreikernig.

Da nun Dreikernigkeit des Pollens als Zeichen stark abgeleiteten Verhaltens gelten kann (SCHNARF, 1929), reihen in dieser Beziehung die *Thymelaeaceae* hinter den *Elaeagnaceae*. Auch die vermehrte Antipodenzahl und die Abkürzung des Pollenschlauchweges durch Ausbildung des eigenartigen Obturators deuten in diese Richtung.

Die meiner Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Wien (Direktor: Prof. Dr. FR. KNOLL) durchgeführt, und zwar unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. K. SCHNARF, dem ich an dieser Stelle für seine Bemühungen und Ratschläge aufs herzlichste danke.

Wien, im März 1936.

Schriftenverzeichnis

- Asplund, E. (1920), Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. (Kungl. Svenska Vetenskaps-Ak. Handl., 61, Nr. 3.)
- Baillon, H. (1858), Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris.
- Beauregard, M. (1877), Structure et développement du fruit des *Daphne*. (Bull. soc. bot. France, 24, 385—387.)
- Brongniart, R. (1826), Zeugung des Pflanzenembryos. (BROWNS Verm. bot. Schr., 4, 234—317.)
- Cammerloher, H. (1910), Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. (Öst. bot. Ztschr., 60, 289—307 u. 356—360.)
- Capus, G. (1878), Anatomie du tissue conducteur. (Ann. sci. nat., Bot., sér. 6, 7, 209—291.)
- Cooper, D. C. (1933), Nuclear divisions in the tapetal cells of certain Angiosperms. (Amer. Journ. of Bot., 20, 358—364.)
- Dahlgren, K. V. O. (1915), Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen einiger Angiospermen. (Svensk. bot. Tidskr., 9, 1—12.)
- (1916), Zytologische und embryologische Studien über die Reihen der *Primulales* und *Plumbaginales*. (Kungl. Svenska Vetenskaps-Ak. Handl., 56, Nr. 4.)
- Engler, A. (1892), Syllabus der Pflanzenfamilien, 1. Aufl., Berlin.
- (1898), Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Berlin.
- Engler, A. u. Prantl K. (1894), Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3. Teil, Abt. 6a.
- Finn, W. W. (1925), Male cells in Angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilisation in *Asclepias Cornuti*. (Bot. Gaz., 80, 1—25.)
- (1935), Einige Bemerkungen über den männlichen Gametophyten der Angiospermen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 53, 679—686.)

- Fischer, H. (1890), Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Pollenkorns. (Diss., Breslau.)
- Fuchs, A. (1936), Untersuchungen über den männlichen Gametophyten von *Elaeagnus angustifolia*. (Öst. bot. Ztschr., **85**, 1—16.)
- Geitler, L. (1934), Grundriß der Cytologie, Berlin.
- (1935), Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. (Planta, **24**, 361—386.)
- Gerassimova, H. (1933), Fertilisation in *Crepis capillaris*. (La Cellule, **42**, 101—148.)
- Gilg, E. (1894), Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Thymelaeales* und über die „anatomische Methode“. (Bot. Jahrb. f. Syst., **18**, 488—574.)
- (1901), Über die Gattung *Oktolepis* und ihre Zugehörigkeit zu den Thymelaeaceen. (Bot. Jahrb. f. Syst., **28**, 139—147.)
- Guérin, P. (1915), Reliquiae Treubianae. I. Recherches sur la structure de l'ovule et de la graine des Thyméléacées. (Ann. jard. bot. Buitenzorg, **29**, 3—33.)
- Håkansson, A. (1923), Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. (Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. **2**, **18**, Nr. 7.)
- Hegi, G. (1925), Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **5/2**, *Thymelaeaceae*, unter Mitarbeit von H. BEGER.
- Hofmeister, W. (1849), Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig.
- Hutchinson, I. (1926), The families of the flowering plants. I. Dicotyledons. London.
- Joshi, A. C. (1936), Anatomy of the Flowers of *Stellera chamaejasme* L. (Journ. of the Ind. Bot. Soc., **15**, 77—86.)
- Juel, H. O. (1918), Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. (Kungl. Svenska Vetenskaps-Ak. Handl., **56**, Nr. 5.)
- Mirbel, W. (1829), Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétal. (Ann. sci. nat., **17**, 302—318.) Deutsche Übersetzung „Neue Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Pflanzeneis“ in: BROWNS Verm. bot. Schr., 1830, **4**, 515—534.)
- Nawaschin, S. (1909), Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermkerne bei einigen Angiospermen. (Öst. bot. Ztschr., **59**, 457—467.)
- Netolitzky, F. (1926), Anatomie der Angiospermensamen. (K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, **10**.)
- Osawa, J. (1913), On the development of the pollengrain and embryo sac of *Daphne* with the special reference to the sterility of *Daphne odora*. (Journ. Coll. Agr. Tokyo, **4**, Nr. 5. Schrift nicht zugänglich gewesen.)
- Payer, J. B. (1857), Traité de l'organogénie comp. de la fleur, **1**. Paris.
- Péchoutre, C. (1902), Contributions à l'étude du développement de l'ovule et de la grain des Rosacées. (Ann. sci. nat., bot., sér. **8**, **16**, 1—158.)
- Poddubnaja-Arnoldi, W. (1933), Künstliche Kultur und zytologische Untersuchungen des Pollenschlauches von *Senecio plataniifolius*. (Planta, **19**, 299—304.)
- Prohaska, K. (1883), Der Embryosack und die Endosperm bildung in der Gattung *Daphne*. (Bot. Ztg., **41**, 865—868.)
- Rowlee, W. W. (1896), The Stigmas and Pollen of *Arisaema*. (Bull. of the Torrey Bot. Club, **23**, 369—370.)
- Rudenko, T. (1929), Bildung der Spermazellen bei *Scrophularia nodosa* und *S. alata* bei der Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch. (Bull. Jard. Bot. Kieff, **9**, 18—30.)

- Rühle, K. (1924), Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Prunus*. (Bot. Arch., 8, 224—249.)
- Schnarf, K. (1929), Embryologie der Angiospermen. (K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, 10.)
- (1931), Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
- (1933), Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System. (Biologia generalis, 9, 271—288.)
- Schürhoff, P. N. (1924), Zytologische Untersuchungen in der Reihe der *Geraniales*. (Jahrb. f. wiss. Bot., 63, 707—759.)
- (1931), Die Haploidgeneration der Balsaminaceen und ihre Verwertung für die Systematik. (Bot. Jahrb. f. Syst., 64, 324—356.)
- Schweiger, J. (1905), Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. (Flora, 94, 339—379.)
- Servettaz, C. (1908), Monographie des Eléagnacées. (Beih. z. Bot. Centralbl., 25, Abt. II, 1—417.)
- Stephens, E. L. (1908), A preliminary note on the embryo sac of certain *Penaeaceae*. (Ann. of Bot., 22, 329—330.)
- (1909), The embryo sac and embryo of certain *Penaeaceae*. (Ann. of Bot., 23, 363—378.)
- Strasburger, E. (1884), Die Endospermibildung bei *Daphne*. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 2, 112—114.)
- (1885), Zu *Santalum* und *Daphne*. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 3, 105—113.)
- (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. (Histol. Beitr., Heft 7, Jena.)
- Tischler, G. (1921/22), Allgemeine Pflanzenkaryologie. (K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, 2.)
- Trankowsky, D. A. (1931), Zytologische Beobachtungen über die Entwicklung der Pollenschläuche einiger Angiospermen. (Planta, 12, 1—18.)
- Vesque, J. (1879), Nouvelles recherches sur le développement des Phanerogames angiospermes. (Ann. sci. nat., bot., sér. 6, 8, 261—390.)
- Warming, E. (1912), Frøplanterne (Spermatophyter). Kopenhagen-Christiania.
- Wefelscheid, G. (1911), Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der Angiospermen. (Inaug.-Diss., Bonn.)
- Wettstein, R. (1911), Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., Wien.
- (1924), Handbuch der systematischen Botanik, 3. Aufl., Wien.
- Winkler, H. (1906), Über Parthogenesis bei *Wikstroemia indica*. (Ann. jard. bot. Buitenzorg, sér. 2, 5, 208—276.)
- Wisselingh, C. van (1924), Die Zellmembran. (K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, 3.)
- Wulff, H. D. (1933), Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. (Planta, 21, 12—50.)
- Yamaha, G. (1926), Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Beiträge zur Kenntnis über die Zytokinese im Pflanzenreich. (Jap. Journ. of Bot., 3, 139—162.)

Zum Wärmehaushalt der Macchienpflanzen

Von

Ernst Rouschal (Wien)

(Mit 2 Textabbildungen)

Wie aus der zusammenfassenden Darstellung BRUNO HUBERS über den Wärmehaushalt der Pflanzen (1935) hervorgeht, ist es vom ökologischen Gesichtspunkte aus stets noch notwendig, weiteres Zahlenmaterial über Extremtemperaturen von Pflanzenorganen zu sammeln und auch ihre biologischen Auswirkungen zu erforschen. Dies gilt insbesondere für die Maximaltemperaturen der Blätter zur Zeit stärkster Insolation¹.

Suchen wir nach Angaben über Höchsttemperaturen im mediterranen Klima, für welches HUBER recht hohe Werte erwartet, so finden wir außer Messungen PASSERINIS (1901, zitiert bei HUBER) an Sukkulenten, Stengeln und Früchten für Laubblätter bloß die einzige Messung von GUTTENBERG (1927) mit 50° C für „Hartlaub“ (festgestellt mit Thermometer). Ausführliche neue Messungen sind daher nötig.

Während eines Studienaufenthaltes in Rovigno d'Istria im Sommer 1936 habe ich — wenngleich nur nebenbei² und daher in beschränktem Ausmaß — neue Messungen von Pflanzentemperaturen im immergrünen Buschwald ausgeführt. Hauptsächlich prüfte ich die Temperierung der bisher so stiefmütterlich behandelten Blätter, daneben auch die einiger anderer Organe (Frucht, Stengel, Rhizom).

Die Temperaturen ermittelte ich thermoelektrisch. Es kamen 0,3 mm starke Cu-Konstantanelemente (lackisolierte Drähte) in Verwendung, deren Lötstellen dünngefeilt und scharf zugespitzt waren (Thermonadel). Die Konstantanbrücke war zirka 4 m lang und ergab einen Widerstand, der die Ausschläge des hochempfindlichen ZEISSschen Schleifengalvanometers, das als Meßinstrument diente, bei hängender Schleife pro Grad Temperaturdifferenz auf 2—2¹/₂ Teilstriche herabsetzte. Die Thermo-

¹ Über die bisherigen Ergebnisse vgl. Zusammenfassung bei HARDER 1930, FRITZSCHE 1935, HUBER 1935; fortlaufende Messungen mit dem Multithermographen publizierte kürzlich HUBER (1937).

² Zur Hauptsache widmete ich mich dem Studium des Wasserhaushaltes der Macchien (vgl. ROUSCHAL 1937).

nadeln wurden immer von der unbesonnenen Seite eingestochen, und zwar den dickeren Blättern direkt in die Lamina, den dünneren hingegen quer durch die Mittelrippe (vgl. Abb. 1). Die Lötstelle lag dadurch im letzteren Falle frei, war aber der Lamina sehr dicht angepreßt, so daß die Gewähr der Temperaturübermittlung von Blatt zu Nadel gegeben war. Die Kontroll-Lötstelle befand sich in einer mit temperiertem Wasser gefüllten Thermoflasche. Ein Serienschalter (WASER 1927, DÖRR 1937), wie er für Reihmessungen mit mehreren Elementen sehr wünschenswert ist, fehlte mir. Ich mußte daher die Elemente rasch hintereinander anklemmen. Abgelesen wurde alle 10—15 Sekunden innerhalb eines Zeitraumes von 2—5 Minuten. Es ergaben sich auf diese Weise jeweils Meßserien, aus denen der Maximalwert sowie ein Mittelwert aller Messungen ermittelt werden konnte. Derartige Messungsreihen sind notwendig, denn wie SEYBOLD und BRAMBRING (1933, S. 224) und HUBER (1935, S. 67) betonen, können bei raschen Schwankungen der Außentemperatur — und das ist im Freiland so ziemlich immer der Fall — durch rasche Angleichung an diese die Einzelbestimmungen der Blattertemperaturen sehr zufälligen Charakter haben. Durch Meßreihen und Ermittlung von Durchschnittswerten wird diese Gefahr sehr stark herabgedrückt.

Nach Möglichkeit wurden die Messungen an recht windstillen Plätzen in der Macchie vorgenommen, um der kühlenden Wirkung des Windes zu entgehen und wirklich maximale Temperaturen zu erhalten (vgl. HARDER 1930, HUBER 1935). Auch wurde nur mittags und am frühen Nachmittag bei schönstem Sonnenwetter (S_4) gemessen.

Pflanzentemperaturen und ihre Unterschiede sind, wie HUBER sagt, nur Physik; „erst mit den Lebenserscheinungen der Pflanze in Beziehung gebracht, sind sie dem Botaniker bedeutungsvoll“.

Bei der Erforschung von Höchsttemperaturen liegt es nahe zu prüfen, ob sie bereits Hitzeschäden an den Pflanzen hervorrufen können oder nicht. Um eine Lösung dieser Frage zu erzielen, genügt es nicht, hohe Organtemperaturen im Freien zu messen und diese als Ursache von irgendwelchen Organschäden zu vermuten. Denn auf diese Weise gelingt es niemals zu unterscheiden, ob Hitze, Licht oder Trockenschäden vorliegen. Klären kann nur das Experiment, das für Temperaturen, die den maximalen im Freiland entsprechen, und zumindest noch für hohe Luft-



Abb. 1.
Einstechen der
Thermonadel bei
dünnen Blättern.

feuchtigkeit bürgt. SAPPER (1935) findet allerdings, daß bei ganz hoher Luftfeuchtigkeit und Unterdrückung der Transpiration schon niedrigere Temperaturen schädlich wirken, wohl infolge der fehlenden Unterkühlung durch diese (vgl. auch HARDER 1935). Eine derartige Erhöhung der Eigentemperatur der Blätter ist aber in unserem Experimente nur erwünscht, weil die Wahrscheinlichkeit, Maximaltemperaturen zu erzielen, auf diese Art erhöht wird.

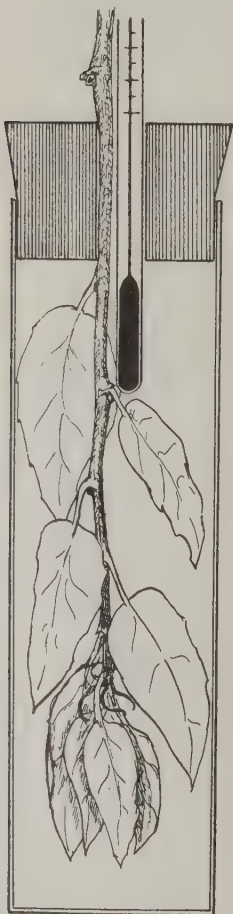


Abb. 2. Hitze-kammer.
(Längsachse der Tube
senkrecht zur Sonnen-
strahlung.)

Die von mir benutzte Versuchsanordnung war sehr einfach. $3\frac{1}{2}$ cm weite, 12 cm lange Glas-tuben wurden über einen beblätterten, an der Pflanze befindlichen Zweig gestülpt (vgl. Abb. 2). Ein Kork, zentral durchlocht und der Länge nach halbiert, diente als (nicht dichter) Verschuß der Tube. In die Bohrung kam der aus der Tube führende Zweig und das Thermometer zu liegen. Die Tube wurde mit ihrer Längsachse normal auf die Sonnenstrahlung orientiert. Am Beginn der Versuche kamen blanke, später berußte Tuben zur Verwendung (vgl. S. 49). Infolge stark verminderter Konvektion stieg die Temperatur bis über 55° in den Tuben an und verweilte Stunden hindurch über 45° . Die Blätter waren somit lange einer extrem hohen Temperatur ausgesetzt. Ein Vertrocknen verhinderten die Blätter selbst durch ihre Transpiration, die ein rasches Ansteigen der Luftfeuchtigkeit in der Tube bewirkte. An den kühleren Wänden derselben kondensierte sich reichlich Wasser.

Gehen wir nun zur Besprechung der gefundenen Pflanzentemperaturen über. Tabelle 1 unterrichtet uns über die Werte der normal von der Oberseite bestrahlten Blätter sowie über einige Temperaturen in einem Moospolster, in den Früchten von *Arum italicum*, im Zweig von *Spartium junceum* und im Rhizom von *Iris germanica*.

Die erste Spalte umfaßt die Maximalwerte, die zweite die Mittelwerte der einzelnen Meßserien.

Die dazugehörigen Übertemperaturen gegen Luft sind in Spalte 3 und 4 enthalten. Für das *Iris*-Rhizom ist außerdem die Temperaturdifferenz zum anliegenden Boden als Klammerwert angegeben.

Tabelle 1

Name	Organ	Datum	Zeit	Temperatur		Übertemperatur	
				Maxim.	Mittel	Maxim.	Mittel
<i>Tortula</i> sp.	Polsteroberfläche	13. VIII.	13 ¹⁰	54,8° C	konst.	24,7° C	konst.
	In 5 mm Tiefe	13. VIII.	13 ¹²	46,5° C	konst.	16,4° C	konst.
<i>Arum italicum</i>	Rote Früchte	6. VIII.	13 ¹⁰	50,3° C	konst.	24,3° C	konst.
	Achse im Fruchtstand	6. VIII.	13 ¹²	49,1° C	konst.	23,4° C	konst.
	Achse, grün, 1 cm dick	6. VIII.	13 ¹⁵	38,7° C	konst.	13,0° C	konst.
	Achse, 5 cm unter Erdoberfläche	6. VIII.	13 ²⁵	32,0° C	konst.	6,3° C	(— 1,3)
<i>Viburnum tinus</i>	Blatt	29. VIII.	14 ¹¹	43,5° C	41,9	15,3° C	13,7
	Blatt	2. IX.	13 ¹⁹	39,0° C	37,3	10,6° C	8,9
<i>Quercus ilex</i>	Blatt	29. VIII.	15 ²¹	41,9° C	37,9	15,7° C	11,7
	Blatt	2. IX.	13 ⁴³	36,6° C	34,8	8,5° C	6,7
	Frucht, zentral	2. IX.	14 ⁰¹	34,1° C	33,5	6,1° C	5,5
<i>Rubus ulmifolius</i>	Blatt	13. VIII.	13 ¹⁴	40,6° C	39,8	10,5° C	9,7
<i>Iris germanica</i>	Blatt	1. IX.	13 ⁴⁶	40,2° C	36,9	12,2° C	8,9
	Blatt	1. IX.	14 ⁵⁹	35,6° C	33,9	8,1° C	6,4
<i>Phillyrea media</i>	Blatt	13. VIII.	13 ¹²	39,8° C	—	9,7° C	—
	Blatt	29. VIII.	14 ⁵³	36,4° C	35,5	9,4° C	8,5
	Blatt	29. VIII.	14 ⁵⁰	35,0° C	32,9	8,0° C	5,9
	Blatt	2. IX.	13 ³⁰	35,1° C	34,1	7,0° C	6,0
<i>Smilax aspera</i>	Blatt	29. VIII.	14 ³⁶	38,1° C	35,3	11,1° C	8,3
	Blatt	2. IX.	14 ³⁸	32,8° C	31,8	5,8° C	4,8
<i>Laurus nobilis</i>	Blatt	29. VIII.	14 ²⁶	37,6° C	34,9	9,8° C	7,1
	Blatt	2. IX.	14 ¹⁵	35,2° C	32,8	7,4° C	5,0
<i>Ligustrum vulgare</i>	Blatt	2. IX.	13 ⁴⁰	37,6° C	34,3	9,5° C	6,2
<i>Rhamnus alaternus</i>	Blatt	29. VIII.	14 ²¹	37,4° C	33,3	10,4° C	6,3
<i>Myrtus communis</i>	Blatt	6. VIII.	13 ⁰⁷	34,6° C	—	8,6° C	—
<i>Spartium junceum</i>	Rute, unter Rinde	6. VIII.	13 ⁰⁵	34,0° C	—	8,2° C	—
		1. IX.	14 ⁵⁵	29,2° C	27,0	2,2° C	—
<i>Olea europaea</i>	Blatt	3. VIII.	13 ³⁰	29,3° C	—	2,6° C	—
	Blatt	1. IX.	14 ⁵²	29,0° C	27,8	1,4° C	0,2
	Blatt	1. IX.	15 ⁰⁴	29,6° C	28,4	2,0° C	0,8
<i>Pistacia terebinthus</i>	Blatt	1. IX.	14 ⁰⁸	29,8° C	29,0	1,6° C	0,8
<i>Iris germanica</i>	Rhizom, Oberfläche	1. IX.	12 ⁴⁸	42,5° C	konst.	15,8° C	(— 3,4) konst.
	Rhizom, zentral	1. IX.	12 ⁴⁵	41,8° C	konst.	15,1° C	(— 1,6) konst.
	Rhizom, Unterseite	1. IX.	12 ⁴⁰	39,4° C	konst.	12,7° C	(+ 2,2) konst.

Die höchsten Temperaturen fanden sich an der Oberfläche eines ausgedorrten *Tortula*-Polsters mit 54,8° (24,7° Übertemperatur) und in den roten, fleischigen Früchten von *Arum italicum* mit 50,3° (24,3°).

Die geschlossene Oberfläche des Moospolsters, bzw. die Massigkeit und Rotfärbung der *Arum*-Früchte bedingen also eine ganz enorme Übertemperierung (vgl. HUBER 1935, STAHL 1896, DÖRR 1937).

Bei Blättern fanden sich stets niedrigere Werte. Die höchste Temperatur wiesen die immergrünen *Viburnum*-Blätter auf. Sie betrug 43,8°, lag also ziemlich tiefer als der von GUTTENBERG für „Hartlaub“ ermittelte Wert. Über 40° liegen ferner die Maxima bei *Quercus ilex*, *Rubus ulmifolius* und *Iris germanica*. Die übrigen Versuchspflanzen mit zum Teil recht stark glänzenden Blättern (*Phillyrea*, *Smilax*, *Rhamnus alaternus*) lieferten kleinere Werte, schließen sich aber den vorigen in absteigender Linie ziemlich eng an.

Die Übertemperaturen der Blätter liegen allgemein deutlich tiefer als die von *Arum* und *Tortula*, erreichen immerhin bei *Quercus ilex* 15,7°, bei *Viburnum tinus* 15,3°. Meist liegen sie um 10°. Die mittleren Übertemperaturen, d. s. die Durchschnittswerte der Meßserien, sind meist 1–1½° niedriger als das Maximum. Ganz geringe Übertemperaturen fanden sich bei *Pistacia terebinthus* und *Olea europaea*. Für *Pistacia* ist dies aus mehreren Gründen verständlich; die Blätter sind sehr dünn, die Erwärmung daher infolge des starken Strahlendurchganges³ nur gering. Auch ist zufolge der Kleinheit und geringen Dicke der Fiederblättchen der Wärmeaustausch sehr groß, die Angleichung an die Lufttemperaturen somit gegeben. Schließlich ist bei *Pistacia* sicher mit einem ziemlich ausgiebigen Wärmeverlust durch die Transpiration zu rechnen.

Weniger verständlich sind die niederen Werte bei *Olea*, doch dürfte hier in erster Linie stärkerer Wind die Ursache der geringen Übertemperierung gewesen sein (vgl. HARDER 1930, 1935). Dafür spricht, daß auch *Spartium*, das am 6. VIII. eine Übertemperatur von 8,3° aufwies, diesmal die Luft nur um 2,2° übertraf. Denkbar wäre allerdings, daß die hellgrauen Blätter besonders viel Licht reflektieren. Auch könnte die geringere Temperierung durch die Längsrollung der Blätter zustande kommen, weil nur eine schmale Zone normal vom Lichte getroffen wird, die übrigen Teile der Lamina dagegen mehr minder schräge, somit pro Flächeneinheit eine geringere Intensität der Strahlung erhalten ($i_1 = i \cdot \sin \alpha$).

Wieweit übrigens die schräge Stellung der Blätter zum einfallenden Licht eine Verminderung der Temperierung bewirken kann, wurde orientierend untersucht. Gerade diese Frage in Zukunft eingehender zu

³ Wie stark der Strahlendurchgang bei *Pistacia*-Blättern gegenüber dem bei Hartlaub ist, zeigten Versuche mit Kopierpapier. Während z. B. unter *Quercus*-Blättern das Kopierpapier vollständig weiß blieb, ergab sich bei gleicher Belichtungszeit unter *Pistacia*-Blättern eine starke Grautönung. (Vgl. dazu LINSBAUER 1901; von neueren Arbeiten SEYBOLD 1932, SCHANDERL und KAEMPFFERT 1933.)

prüfen, scheint mir bei den Macchienpflanzen besonders bedeutungsvoll, weil eine Anzahl dieser, so z. B. *Quercus*, *Arbutus*, *Laurus*, *Rhamnus* u. a. die Blätter steil aufgerichtet haben und daher häufig in Streiflicht zu liegen kommen; oder es kommt zur Bestrahlung der Unterseite, die fast durchgehend etwas hellerfarbig ist als die Oberseite, ja bei *Quercus*, *Olea*, *Rubus* usw. durch einen dichten Haarfilz überhaupt weißlich erscheint. Gerade bei diesen letzteren ist mit einer geringeren Erwärmung der Blätter zu rechnen, wenn unterseitige Bestrahlung herrscht, da die Reflexion der Strahlen eine ausgiebigere ist (SEYBOLD 1933, II, III).

Die Versuche, welche ich mit *Quercus*-, *Iris*-, *Olea*- und *Rubus*-Blättern ausführte, sind in Tabelle 2 zusammengestellt (die Klammerwerte bedeuten Übertemperaturen gegen Luft). Darnach ergaben

Tabelle 2

Pflanze	Datum	Zeit	Strahlung normal auf				Strahlung schräg auf			
			Oberseite		Unterseite		Oberseite		Unterseite	
			Temperatur				Temperatur			
			Maxim.	Mittel	Maxim.	Mittel	Maxim.	Mittel	Maxim.	Mittel
<i>Quercus ilex</i>	2. IX.	13 ⁴³	36,6 (8,5)	34,8 (6,7)			33,7 (5,6)	32,4 (4,3)		
	2. IX.	14 ⁴⁰	32,8 (5,8)	32,0 (5,0)			32,8 (5,8)	31,2 (4,2)		
	2. IX.	13 ⁵⁸	34,8 (6,8)	33,4 (5,4)	32,9 (4,9)	31,8 (3,8)				
	29. VIII.	15 ¹⁷	41,9 (15,7)	37,9 (11,7)	38,5 (12,3)	38,0 (11,8)				
	29. VIII.	15 ⁴¹					30,5 (4,5)	28,6 (2,6)	27,4 (1,4)	
<i>Iris germanica</i> ^A	1. IX.	13 ⁴⁰	40,2 (12,2)	36,9 (8,9)			35,1 (8,4)	33,9 (7,2)	(Vertikal- stellung)	
<i>Olea europaea</i>	1. IX.	15 ⁰⁴	29,6 (2,0)	28,4 (0,8)	28,1 (0,5)	—				
<i>Rubus ulmifolius</i>	1. IX.	14 ²⁰	33,5 (5,2)	31,6 (3,3)	32,5 (4,2)	31,3 (3,0)				

sich die größten Temperaturunterschiede bei senkrechter und paralleler Stellung der Blätter zum Licht für *Iris* mit 5,1⁰ (Maximum) bzw. 3⁰ im Mittel. Für *Quercus*-Blätter betrug die maximale Differenz 2,9⁰ bzw. 2,4⁰. Die Temperaturunterschiede sind somit beide Male noch viel größer, als sie SEYBOLD und BRAMBRING (1933) für *Phyllanthus niveus* mitteilen.

Oberseitig beleuchtete Blätter von *Quercus* weisen eine im Maximum um 3,4⁰, im Mittel um 2,6⁰ höhere Temperatur auf als unterseits bestrahlte. Auch die unterseitig weißen Blätter von *Olea* und *Rubus* ergeben in Inversstellung eindeutig niedrigere Temperaturen wie in Normalstellung.

⁴ Blattbreitseite normal zum Strahleneinfall.

Es scheint nach diesem Befunde wahrscheinlich, daß die Macchienpflanzen durch Hochstellung ihrer Blätter einen merkbaren Temperaturschutz erzielen. Im übrigen dürfte ein solcher, wie schon bei *Pistacia* erwähnt, in der Kleinheit der Blätter zu suchen sein, sind doch z. B. bei *Quercus ilex* gerade die exponiertesten Blätter der obersten Zweige in der Regel am kleinsten und schmalsten, die weniger besonnten vielfach breiter (und dadurch auch von anderem Aussehen); viel größer ist gewöhnlich die Lamina der Schattenblätter. Etwas weniger ausgeprägt, aber immerhin sehr deutlich, sind diese Größenunterschiede bei *Viburnum*, *Laurus* und *Phillyrea* zu finden.

Im Anschluß sei auf einige Messungen im Rhizom von *Iris germanica* hingewiesen (vgl. Schluß der Tab. I). Das Rhizom, an dem die Temperaturverhältnisse ermittelt wurden, verlief horizontal, lag zur Hälfte frei zutage und war somit der direkten Besonnung ausgesetzt. Die maximale Übertemperatur gegen Luft betrug knapp unter der besonnten Oberfläche 15,8° (absolut 42,5°); sie liegt also in Anbetracht der Massigkeit des Organs relativ nieder, doch werden sicher auch höhere Werte erreicht, wie die Bodentemperaturen vermuten lassen.

Äußerst interessant ist die Temperaturverteilung im Rhizom im Vergleich zu den Temperaturen des anliegenden Erdreichs (siehe Klammerwerte). An der besonnten Oberfläche ist die Erdtemperatur um 3,4° höher als die des Rhizoms. Ursache der geringen Erwärmung des Rhizoms dürfte der isolierende Peridermmantel sein (vgl. HUBER 1935, S. 75, 76). In 1 cm Tiefe — das entspricht dem Zentrum des Rhizoms — beträgt der Temperaturunterschied nur 1,6°. An der Unterseite (2 cm) liegt das Temperaturverhältnis umgekehrt, das Rhizom ist hier um 2,2° höher temperiert als der Boden. Das Temperaturgefälle zwischen Ober- und Unterseite beträgt im Rhizom 3,1°, im Boden dagegen 8,7°.

In diesem Zusammenhang sei auch die maximale Übertemperatur der Bodenoberfläche erwähnt. Sie betrug 39° (absolut 64°), übertrifft somit alle von mir festgestellten Temperaturen der Pflanzen sehr stark. Daß auch derart große Erwärmung des Bodens keine Schäden an den *Iris*-Rhizomen hervorruft, mag zum Teil durch die etwas geringere Temperierung derselben gegeben sein.

Wenden wir uns nun dem zweiten Abschnitt, nämlich der Frage zu, ob die höchstmöglichen Temperaturen des mediterranen Sommers zu Schädigungen an Macchienpflanzen führen können.

Die ersten Experimente hierzu wurden mit blanken Glastuben durchgeführt (vgl. oben). Schon wenige Stunden, nachdem die Zweige in die Tuben eingeführt wurden, waren Verbrennungen an *Laurus*-, *Quercus*-, *Smilax*- und *Viburnum*-Blättern wahrzunehmen. Allerdings ergaben sich diese nur an den stärkst bestrahlten Blättern, und zwar streng parallel zu der Längsrichtung der Tube. Es handelte sich eindeutig um

Schädigungen infolge Linsenwirkung der Glaswände. Es wurden daher fortan nur benzolrußgeschwärzte Tuben verwendet. Damit war nun gleichzeitig auch die Gewähr gegeben, daß eventuelle Schäden wirklich nur der Temperatur und nicht etwa starkem Licht oder einer kombinierten Wirkung der beiden zuzuschreiben sei.

Die Temperatur erreichte auch in den geschwärzten Tuben ein Maximum von 55° und hielt sich von 10^h—15^h über 47°. Trotz dieser hohen Temperaturen konnte bei dieser Anordnung, auch wenn die Tuben mehrere Tage übergestülpt blieben, keine Schädigung an den Blättern wahrgenommen werden. Mit anderen Worten, Temperaturen zwischen 45° und 55° können auch bei langer Einwirkung von *Arbutus*-, *Fraxinus*-, *Laurus*-, *Ligustrum*-, *Phillyrea*-, *Pistacia-terebinthus*-, *Quercus*-, *Rhamnus*-, *Rosa*-, *Smilax*- und *Viburnum*-Blättern ohne Schaden ertragen werden.

Damit scheint mir auch der Beweis erbracht, daß Maximaltemperaturen, wie sie den Blättern im Freiland während des Sommers im mediterranen Gebiete zukommen können, keine Hitzeschäden an diesen hervorzurufen vermögen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Wien, im Mai 1937.

Schriftenverzeichnis

- Dörr, M.**, 1937. Temperaturmessungen an Pflanzen des Frauensteins bei Mödling. (In Vorbereitung.)
- Fritzsche, G.**, 1933. Untersuchungen über die Gewebetemperaturen von Strandpflanzen unter dem Einfluß der Insolation. B. B. C., 50/1, 251.
- Guttenberg, H. v.**, 1927. Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta, 4, 726.
- Harder, R.**, 1930. Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüste. Ztschr. f. Bot., 23, 703.
- , 1935. Über die ökologische Bedeutung des Windes für die Wüstenvegetation. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie, N. F., 1, 181.
- Huber, B.**, 1932. Einige Grundfragen des Wärmehaushaltes der Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., 50, (68).
- , 1935. Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Naturwissenschaft u. Landwirtschaft, Heft 17.
- , 1937. Mikroklimatische und Pflanzentemperaturregistrierungen mit dem Multithermographen von HARTMANN und BRAUN. Jahrb. f. wiss. Bot., 84, 671.
- Linsbauer, K.**, 1901. Untersuchungen über die Durchleuchtung bei Laubblättern. Beih. Bot. Cbl., 10, 53.
- Passerini, N.**, 1901. Sullo sviluppo di calore in alcune piante e sulla temperature che assumono gli organi vegetali durante la insolazione. N. Giorn. bot. Ital., N. S., 8, 64.
- Rouschal, E.**, 1937. Die Geschwindigkeit des Transpirationsstromes in Macchiengehölzen. Sitzgs.-Ber. d. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Klasse. Abt. I, 146, 119.

- Sapper, I., 1935. Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. *Planta*, **23**, 518.
- Schanderl, H. u. Kaempfert, W., 1933. Über die Strahlungsdurchlässigkeit von Blättern und Blattgeweben. *Planta*, **18**, 700.
- Seybold, A., 1932/33. Die optischen Eigenschaften der Laubblätter I—IV. *Planta*, **16**, 195; **18**, 479; **20**, 577; **21**, 251.
- Seybold, A. u. Brambring, F., 1933. Über die thermischen Eigenschaften der Laubblätter I. *Planta*, **20**, 577.
- Stahl, E., 1896. Über bunte Laubblätter, ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. *Annal. Jard. Bot. Buitenzorg*, **13**, 137.
- Waser, E., 1927. Anweisungen zur thermoelektrischen Methodik. *Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth.*, V/1, Heft 3.

Der morphologische Wert der Gramineen-Vorspelze.

Von

Erwin Janchen (Wien)

(Mit 1 Textabbildung)

Nachdem im vorigen Jahrhundert über die Morphologie der Grasblüte die verschiedenartigsten und widersprechendsten Meinungen geäußert worden waren, hat im Jahre 1910 JULIUS SCHUSTER, ein Schüler von K. E. v. GOEBEL, in einer sehr wertvollen Arbeit den Blütenbau der Gramineen auf den Grundplan der Monokotyledonenblüte, wie er uns etwa in den Liliifloren entgegentritt, zurückgeführt¹. SCHUSTER homologisiert die Vorspelze mit zwei verwachsenen Blättern des äußeren Perianthkreises, die Lodiculae mit zwei bzw. drei Blättern des inneren Perianthkreises. Diese Deutung der Gramineenblüte ist dann auch in andere Werke übergegangen; unter anderem findet sie sich in R. v. WETTSTEINS Handbuch der systematischen Botanik von der 2. Auflage (1911) angefangen und in G. KARSTENS Bearbeitung der Blütenpflanzen in dem von E. STRASBURGER begründeten „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“ von der 11. Auflage (1911) an.

Die von J. SCHUSTER gegebene Deutung, die zum Teil auf K. E. v. GOEBEL und auf L. ČELAKOVSKÝ zurückgeht, ist so einfach, klar und einleuchtend, daß man hätte glauben können, sie werde bald allseitige Anerkennung finden und Gemeingut der Wissenschaft werden. Dennoch trifft man noch bis in die neueste Zeit in namhaften Werken gegenteilige Auffassungen². Deshalb dürfte es nicht ganz überflüssig sein, diese alte

¹ SCHUSTER J., Über die Morphologie der Grasblüte. Flora, Bd. 100 (1910), S. 213—266.

² Es handelt sich dabei vor allem um zwei verschiedene Auffassungen. Nach der einen, die namentlich von E. HACKEL und dann von A. ENGLER vertreten wurde, werden sowohl die Vorspelze als auch die Lodiculae als Vorblätter betrachtet. Diese Auffassung findet man z. B. in A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien von der 1. bis zur 10. Auflage (1924). Hier heißt es: „... Blüten ... mit einem der Deckspelze gegenüberstehenden, meist zweikieligen Vorblatt, meist auch noch mit einem über dem Deckblatt stehenden, meist bis zum Grunde zweispaltigen, sehr kleinen, saftreichen, zweiten Vor-

Streitfrage nochmals zu erörtern und einige bisher anscheinend zu wenig beachtete Gesichtspunkte vorzubringen.

Besonders stark umstritten ist die Deutung der Vorspelze (palea superior oder lemma). Hier stehen einander zwei Auffassungen unüberbrückbar gegenüber. Nach der einen, trotz GOEBEL, SCHUSTER, WETTSTEIN usw. noch immer sehr verbreiteten Ansicht soll die Vorspelze ein adossiertes Vorblatt sein (was auch durch den Namen „Vorspelze“ angedeutet wird), während sie nach den vorgenannten Forschern, wie oben gesagt wurde, ein Verwachungsprodukt von zwei Blättern des äußeren Perianthkreises darstellt. Eine wichtige Stütze für die letztere Auffassung liegt darin, daß bei der Gramineen- (Oryzeen-) Gattung *Streptochaeta*³ an Stelle einer zweikieligen Vorspelze zwei getrennte, schräg seitlich hinten stehende Blätter entwickelt sind und sich median vorn die erste Anlage eines dritten, zum selben Perianthkreis gehörigen Blattgebildes nachweisen läßt. Hier sind also noch alle drei Blätter des äußeren Perianthkreises vorhanden oder mindestens in der Anlage nachweisbar, während anderseits sich außer bei *Streptochaeta* auch bei allen Bambuseen sowie bei *Stipa*, *Lasiagrostis* und *Oryzopsis* drei Lodiculae als die Blätter des inneren Perianthkreises vorfinden. Wenn nun aber *Streptochaeta* gar nicht existieren würde oder wenn man ihren Blütenbau falsch gedeutet hätte, auch dann gibt es genügend Anhaltspunkte, welche die Entstehung der zweikieligen Vorspelze aus zwei seitlich miteinander verwachsenen Perianthblättern leicht verständlich machen.

Die Blüte der Gramineen ist median zygomorph. Bei zygomorphen Blüten findet man sehr häufig eine Tendenz zur Reduktion von Blütengliedern, die in der Zygomorphieebene liegen, und zum Zusammenrücken

blatt (vordere Schüppchen, Lodiculae), selten auch noch mit einem über dem zweikieligen Vorblatt stehenden dritten, ungeteilten Vorblatt (hinteres Schüppchen) oder mit mehr Vorblättern.“ — Nach der zweiten Auffassung, die von A. EICHLER und später von AGNES ARBER („The Gramineae, Cambridge 1934) vertreten wurde, werden zwar die Lodiculae als Perianth gedeutet, die Vorspelze aber wie im früheren Falle als Vorblatt. Diese Auffassung findet man auch in der von L. DIELS bearbeiteten 11. Auflage (1936) des ENGLERSchen Syllabus, wo es heißt: „... Blüte mit einem adossierten, meist zweikieligen Vorblatt, der Vorspelze, ... mit reduzierter Blütenhülle, die meist aus nur zwei am Grunde des Fruchtknotens stehenden, gegen die Deckspelzen gewendeten Schüppchen (Lodiculae) besteht...“, selten noch ein drittes, hinteres Schüppchen ... enthält...“ Bezüglich G. ROSSBERG vgl. später, bes. Fußnote 7. — In HEGI G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. I, 2. Aufl. (1936), bearb. v. K. SUESSENGUTH, entspricht die Darstellung auf S. 238, Z. 1, der SCHUSTERSchen Auffassung; doch steht die Angabe auf S. 237, Z. 6 v. u., damit nicht im Einklang, und zwar, wie mir Professor SUESSENGUTH brieflich mitteilt, deshalb, weil diese Stelle aus der alten Auflage versehentlich stehen geblieben ist.

³ GOEBEL K., Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora, Bd. 81 Ergänzungsband 1895, S. 17—29.

und Verschmelzen solcher Glieder, die der Zygomorphieebene benachbart sind. Man denke nur an den Gesamtblütenbau der Labiaten, Scrophulariaceen und verwandten Familien, insbesondere auch an die Korollenoberlippe in diesen Familien. Besonders weitgehende Verwachsungen zweier seitlicher Glieder zu einem medianen Gebilde sehen wir in dem oberen Korollzipfel von *Mentha* und von *Veronica*. Auch bei den Monokotyledonen lassen sich hierhergehörige Fälle finden. Unter den Orchidaceen sind beispielsweise bei *Cypripedium* die beiden seitlichen Blätter des äußeren Perianthkreises zu einem medianen Blatte verwachsen. Es sind dies also genau die gleichen Perianthglieder, auf deren Verwachsung die Gramineen-Vorspelze zurückgeführt wird.

Solche Analogiefälle zeigen, daß die Ableitung der Vorspelze von zwei seitlichen Gliedern des äußeren Perianthkreises sicher nicht die geringste morphologische Schwierigkeit bietet. Es ist damit aber noch nicht bewiesen, daß eine Ableitung von einem adossierten Vorblatte schwerer möglich oder gar unmöglich ist, wenn es auch bei einer solchen Deutung sehr schwer verständlich wäre, warum und wie das Perianth, das doch bei den Vorfahren der Gramineen vorhanden gewesen sein muß, spurlos verschwunden sein soll, wenn nicht eben die Vorspelze und die Lodiculae die letzten Reste dieses Perianthes sind.

Um nun aber zu überzeugenderen Wahrscheinlichkeitsbeweisen zu gelangen, wird man die Verhältnisse in jenen Verwandtschaftskreisen heranziehen müssen, die als mutmaßliche Vorfahren in Betracht kommen. Nach der sehr gut begründeten Auffassung von R. v. WETTSTEIN sind als Vorfahren der Gramineen jene Familien anzusehen, die bei ihm als *Enantioblastae* zusammengefaßt sind, die in ENGLERS System einen Teil seiner Farinosae bilden⁴. Zu den *Enantioblastae* rechnet WETTSTEIN die *Commelinaceae*, *Mayacaceae*, *Xyridaceae*, *Eriocaulaceae*, *Centrolepidaceae* und *Restionaceae*. Selbstverständlich ist das nicht so zu verstehen, daß in einer bestimmten dieser Familien die direkten Vorläufer der Gramineen enthalten sind; sondern gemeint ist: Die stammesgeschichtlichen Vorfahren der Gramineen, die teilweise ausgestorben sind, teilweise sich eben zu den Gramineen weiterentwickelt haben, waren so organisiert,

⁴ Diese Auffassung wird u. a. auch von K. FRITSCH und K. SUESSENGUTH mit aller Entschiedenheit vertreten. FRITSCH schreibt in seiner Abhandlung über „Die systematische Gruppierung der Monokotylen“ (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 50a, 1932, S. 162—184) auf S. 174, bezugnehmend auf sein bereits im Jahre 1909 veröffentlichtes Monokotylensystem (in: WIESNER J. v., Elemente der wissenschaftlichen Botanik, 2. Band: Organographie und Systematik der Pflanzen, 3. Aufl., bearb. v. K. FRITSCH) folgendes: „Da ich . . . die kaum zweifelhaften phylogenetischen Beziehungen zwischen Enantioblasten und Gramineen zum Ausdruck bringen wollte, mußte ich die Glumifloren direkt an jene Ordnung anschließen.“ Die Glumifloren umfassen bei FRITSCH ebenso wie bei WETTSTEIN einzig nur die Gramineen. — Über die Auffassung K. SUESSENGUTHS vgl. die Fußnoten 10 und 12 (S. 60 und 61).

daß man sie, wenn sie jetzt leben würden, unter die *Enantioblastae* einreihen müßte; sie standen den jetzt lebenden Familien der *Enantioblastae* so nahe, daß man viele ihrer Merkmale und ihrer Entwicklungstendenzen in diesen anderen *Enantioblastae* (und zwar teils in dieser Familie, teils in jener oder in mehreren) wiederfinden wird. Die Richtigkeit dieser Auffassung vorausgesetzt, müssen sich also innerhalb der *Enantioblastae* solche morphologische Vorbedingungen und solche Entwicklungstendenzen nachweisen oder doch wahrscheinlich machen lassen, die zur Entstehung der Gramineen führen konnten. Dies gilt natürlich sowohl für die Vegetationsorgane als besonders auch für Blüte und Blütenstand.

Um uns darüber Klarheit zu verschaffen, welche von den zwei Deutungen der Gramineen-Vorspelze die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat, werden wir uns folgende Fragen vorlegen müssen: 1. Gibt es unter den *Enantioblastae* Vorblätter von einer solchen Stellung und Beschaffenheit, daß man von ihnen die Vorspelze der Gramineen ungezwungen ableiten kann? 2. Hat unter den *Enantioblastae* der äußere Perianthkreis eine solche Stellung und Beschaffenheit, daß man von ihm die Vorspelze der Gramineen ungezwungen ableiten kann? Sollten beide Fragen bejaht werden müssen, dann käme noch folgende Frage: 3. Zeigt sich unter den *Enantioblastae* bei Zusammendrängung der Blüten zu razemösen Ähren und bei gleichzeitiger Vereinfachung der Einzelblüten eine stärkere Tendenz zur Reduktion der Vorblätter oder eine stärkere Tendenz zur Reduktion des Perianthes? Diese Fragen sollen nun im nachstehenden ihre Beantwortung finden.

Vorblätter, wie wir sie zur Erklärung der Gramineen-Vorspelze benötigen würden, müßten typisch adossierte Vorblätter in einem rein razemösen Blütenstande bzw. Teilblütenstande sein. Solche Vorblätter kommen aber unter den gesamten *Enantioblastae* überhaupt gar nicht vor. Die Commelinaceen besitzen adossierte Vorblätter nur in der vegetativen Region; in ihren Blütenständen bzw. Teilblütenständen, die wickelig aufgebaut sind, stehen die Vorblätter, dem Charakter eines Wickels entsprechend, schräg seitlich unter den schräg zygomorphen Blüten, überdies sind sie meist klein und hinfällig. Die Blüten der Xyridaceen und der Eriocaulaceen besitzen keine Vorblätter. Bei den Centrolepidaceen sind die (meist drei) „trichomatischen Hochblättchen“ um jede Einzelblüte offenbar doch ein reduziertes Perianth (so auch nach Auffassung R. v. WETTSTEINS); und, falls es selbst Vorblätter sein sollten, so stehen sie doch nicht adossiert. Die Mayacaceen haben zwei seitliche Vorblätter am Grunde langgestielter Blüten. Von den Restionaceen besitzen die meisten Gattungen keine Vorblätter; nur die Gattungen *Anarthria* und *Lepyrodia* besitzen zwei seitliche Vorblätter. Also sind unter den gesamten *Enantioblastae* in den Blütenständen keine adossierten Vorblätter zu finden. Aber auch sonst sind

adossierte Vorblätter bei rein razemösen Blütenständen selten (die Bromeliaceen, Scilloideen usw. besitzen sie nicht). Viel häufiger sind sie bei zymösen Blütenständen, besonders bei Fächeln: mit solchen haben aber die Ährchen der Gramineen nicht das geringste zu tun.

Wie steht es nun mit dem Perianth? Im Gegensatz zu der Mehrzahl der *Liliiflorae* finden wir bei den *Enantioblastae* sehr häufig eine Differenzierung zwischen dem äußeren Perianthkreis, der kelchartig wird, und dem korollinischen inneren Perianthkreis. Diese Differenzierung ist als etwas Sekundäres zu betrachten. Ursprünglich waren wohl beide Perianthkreise einander ähnlich, wie bei *Butomus*, *Scheuchzeria*, den meisten Liliaceen usw.; es entspricht dies der Herkunft von Blüten wie bei *Pulsatilla*, *Cabomba* u. dgl., die eine korollinische einfache Blütenhülle (homolog dem Perigon der Monochlamydeen und dem Kelch der übrigen Dikotyledonen), aber noch keine echte Blumenkrone besaßen. Demnach ist also die sogenannte Blumenkrone der Commelinaceen, Bromeliaceen, Orchidaceen und anderer Monokotyledonen gar nicht homolog der Blumenkrone der Dikotyledonen. Für das Thema der vorliegenden Abhandlung ist dies allerdings Nebensache. Beachtenswert ist dagegen die Beschaffenheit des Perianthes einerseits bei den Cyperaceen, andererseits bei den Gramineen im Hinblick auf ihre mutmaßlichen Vorfahren. Bei den Juncaceen und Flagellariaceen, die den Vorfahren der Cyperaceen sehr nahegestanden haben müssen, sind beide Perianthkreise gleichartig geblieben und zeigen beide dieselbe Tendenz, trocken und unscheinbar zu werden. Dem entspricht bei den Cyperaceen die gleichartige Beschaffenheit der Blütenhüllborsten, welche der letzte Rest dieses Perianthes sind. Unter den *Enantioblastae* hingegen, den mutmaßlichen Vorfahren der Gramineen, finden wir, wie oben gesagt, sehr häufig eine weitgehende Differenzierung zwischen beiden Perianthkreisen, und dem entspricht es, daß bei den Gramineen die Vorspelze als letzter Rest des äußeren Perianthkreises eine derbere, eben mehr „spelzenartige“ Beschaffenheit besitzt, die Lodiculae hingegen als letzter Rest eines korollinischen inneren Perianthkreises von auffallend zarter Konsistenz sind. — Nun fragt es sich noch, ob sich innerhalb der *Enantioblastae* im äußeren Perianthkreise Tendenzen zum Schwinden des medianen Blattes und zur Verwachsung der beiden schräg seitlichen Blätter zeigen. Auch das ist der Fall, und zwar bei den Xyridaceen. An den (wie oben erwähnt, vorblattlosen) Blüten dieser Pflanzen sind „Kelch“ und „Blumenkrone“ sehr stark verschieden. Im „Kelch“ ist das mediane (vordere) Blatt von den beiden lateralen (schräg hinten stehenden) Blättern etwas verschieden. Bei der Xyridaceen-Gattung *Abolboda* fehlt nun häufig das mediane (vordere) Kelchblatt. Bei manchen *Xyris*-Arten (z. B. *Xyris obtusiuscula*) sind die seitlichen Kelchblätter hinten mehr oder weniger hoch verwachsen. Wir sehen

also hier, wenn auch bei verschiedenen Arten getrennt, genau jene Entwicklungstendenzen, die zur Entstehung einer Vorspelze führen mußten. Gäbe es eine Xyridaceen-Art, bei der sowohl das mediane Kelchblatt fehlt als auch die seitlichen Kelchblätter verwachsen sind, so hätten wir bei ihr bereits eine ganz typische Gramineen-Vorspelze. Für unsere Beweisführung ist das gar nicht mehr nötig, sehen wir doch an der Gramineen-Gattung *Streptochaeta* sogar noch einen ursprünglicheren Kelch als bei den hier besprochenen Xyridaceen.

Wir haben also mit voller Deutlichkeit erkannt, daß zwischen einem normalen Kelche der (als Vorfahren der Gramineen anzunehmenden) *Enantioblastae* und einer typischen Vorspelze der Gramineen noch jetzt alle fließenden Übergänge bestehen; und wir haben anderseits gefunden, daß es adossierte Vorblätter in rein razemösen Blütenständen bei den *Enantioblastae* überhaupt nicht und bei anderen Monokotyledonen nur sehr selten gibt. Die Erörterung der dritten eingangs aufgeworfenen Frage ist somit eigentlich gar nicht mehr nötig. Dennoch wollen wir sie in Kürze streifen. Nehmen wir den Fall an, es wäre in einem rein razemösen Blütenstand an dem Blütenstiel ein adossiertes Vorblatt vorhanden, es würde durch äußerste Verkürzung der Blütenstiele die Traube zur Ähre (bzw. zum Ährchen) umgestaltet und es würde nun durch die Druckverhältnisse das adossierte Vorblatt in zwei, nur durch eine dünne Haut zusammenhängende Teile zerschnürt. In diesem Falle kämen die beiden Vorblatthälften ziemlich genau unter die hinteren seitlichen Blätter des äußeren Perianthkreises zu stehen. Vorblatt und Perianth würden sich wechselseitig behindern und es müßte wohl eines von ihnen verschwinden. Welches von beiden schwinden würde, das kann (wenn man einen solchen nicht realisierten, sondern nur denkmöglichen Fall überhaupt erörtern will) kaum zweifelhaft sein: es würde das Vorblatt schwinden und das Perianth würde erhalten bleiben. Einen Analogiefall finden wir nämlich bei den Restionaceen. Hier handelt es sich allerdings nicht um ein adossiertes Vorblatt, sondern um zwei seitliche Vorblätter. Von den 29 Gattungen der Restionaceen besitzen nur 2 Gattungen in ihren Blütenständen Vorblätter, nämlich wie an früherer Stelle erwähnt wurde, die Gattungen *Anarthria* und *Lepyrodia*. Bezeichnenderweise sind dies Gattungen, bei denen wenigstens ein Teil der Blüten gestielt ist. Jene Restionaceen-Gattungen dagegen, bei denen die Blüten durchaus sitzend sind, besitzen gar keine Vorblätter. Hier sind offenbar die Vorblätter im Zusammenhange mit dem Raummangel geschwunden, bzw. nicht zur Entwicklung gelangt. Also könnte man selbst dann, wenn die Vorfahren der Gramineen ein adossiertes Vorblatt besessen hätten, was gewiß nicht der Fall war, nicht annehmen, daß bei Raummangel das Vorblatt den Kelch unterdrückt hätte, sondern nur umgekehrt, daß der Kelch das Vorblatt unterdrückt hätte.

Mit den vorstehenden Darlegungen, die zur Erreichung voller Deutlichkeit und zum Zwecke der endgültigen Bereinigung einer alten Streitfrage mit Absicht etwas ausführlich gehalten wurden, hoffe ich nachgewiesen zu haben, daß von den zwei denkmöglichen Erklärungen der Gramineen-Vorspelze, die einander bisher gegenübergestanden sind, nur die eine Deutung durch alle wissenschaftlichen Wahrscheinlichkeitsgründe gestützt wird, nämlich jene, welche die Vorspelze als Rest des äußeren Perianthkreises auffaßt. Selbstverständlich folgt daraus mit logischer Notwendigkeit, daß die Lodiculae der Gramineen die Reste des inneren Perianthkreises sind. (Vgl. die Textabbildung.)

Die Vereinigung der beiden Perianthblätter, aus denen die Vorspelze hervorgegangen ist, kann naturgemäß sehr verschieden weitgehend sein, was nicht nur in der Gestalt, sondern auch in der Nervatur der Vorspelze zum Ausdruck gelangt. Einen sehr dankenswerten Überblick über die Mannigfaltigkeit der Gramineen-Vorspelze gibt GÜNTHER ROSSBERG⁵, aus dessen Arbeit die nachstehenden Angaben entnommen sind. Bei den weitaus überwiegend meisten Gramineen sind die Leitbündel der Vorspelze in Zweizahl vorhanden. Eine größere, aber gleichfalls paarige Anzahl von Leitbündeln findet sich bei einigen Maydeen (4, 6) und Bambuseen (8, 10, 12). Bei zwei Leitbündeln kommt mitunter ein starkes Zusammenrücken derselben vor, z. B. bei der Agrostidee *Cinna latifolia* und bei der Phalaridee *Ehrharta capensis*. Solche Fälle leiten

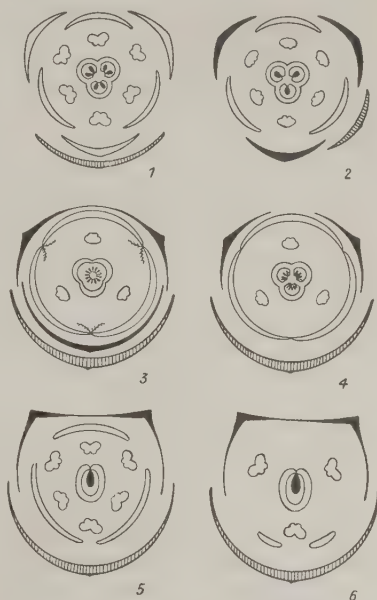


Abb. 1. Schematische Blütengrundrisse 1 Typische Liliacee; 2 *Tradescantia virginica* (Commelinacee); 3 *Xyris obtusiuscula* (Xyridacee), an Stelle des äußeren Staubgefäßkreises gefranste Staminodien; 4 *Abolboda* (Xyridacee); 5 Bambusee mit 3 Schwellenschüppchen und 6 Staubgefäßen; 6 typische Graminee. Deckblätter sind schraffiert, kelchartige und spelzenartige Perianthblätter sind schwarz angelegt, korollinische Perianthblätter und Lodiculae sind weiß gelassen.

⁵ Beiträge zur Morphologie des Grasährens. Berlin 1935. (42 Seiten, mit 2 Textabbildungen und 3 Tafeln.) Eine unter Leitung von R. PILGER (Berlin-Dahlem) entstandene Doktor-Dissertation.

über zu einnervigen Vorspelzen, wie sie bei einigen Agrostideen und Phalarideen vorkommen⁶. Sowohl von einer zweinervigen wie von einer einnervigen Vorspelze kann sich bei fortschreitendem Kleiner- und Zarterwerden eine nervenlose Vorspelze ableiten; bei noch weiterer Rückbildung kann die Vorspelze ganz schwinden. Von Vorspelzen mit einer größeren und paarigen Leitbündelanzahl können sich solche mit einer unpaarigen Leitbündelanzahl ableiten. Diese Entwicklung beruht selten auf dem Verlust des einen seitlich von der Mittellinie verlaufenden Leitbündels (dreinervige Vorspelze von *Coix lacryma* mit „falschem Mittelnerv“ nach ROSSBERG, S. 28 und 33), sondern meist darauf, daß an Stelle zweier seitlich von der Mittellinie verlaufenden Leitbündel (oder zwischen diesen) ein medianes Leitbündel, also ein Mittelnerv auftritt, den man gewissermaßen als „Kommissuralnerv“ bezeichnen könnte. Bei den Oryzeen findet man Vorspelzen mit 3, seltener mit 5 Leitbündeln, bei einigen Bambuseen Vorspelzen mit 7, 9, 11, 13 Leitbündeln. Bei *Schizostachyum brachycladum* ist die Vorspelze 9- oder 11-nervig. „Die den Mittelnerven rechts und links am nächsten liegenden Nerven treten deutlich gegenüber den übrigen, schwächer entwickelten hervor und gehen in eine kurze Granne aus, wodurch die Spelze zweispitzig erscheint.“ (ROSSBERG, S. 27.) Bei *Melocanna* ist die Vorspelze „ebenfalls 9-, 11- oder 13-nervig ... , doch treten die beiden, dem Mittelnerven benachbarten Nerven nicht mehr den übrigen gegenüber stärker hervor“. (ROSSBERG, S. 28.)

Die Ableitung der unpaarig-nervigen Vorspelzen von paarig-nervigen ist also eine ganz natürliche und ungezwungene. Eine Ableitung im umgekehrten Sinne ließe sich viel weniger leicht verständlich machen. Die für letztere Auffassung von manchen Forschern, so auch von AGNES ARBER, herangezogenen Druckverhältnisse in der Knospe können nicht alle Tatsachen ungezwungen erklären. Das Vorkommen von zwei sehr stark genäherten Leitbündeln, wie bei *Cinna latifolia* und bei *Ehrharta*, und das Vorhandensein von zwei ganz schwachen Leitbündeln in stark reduzierten Vorspelzen, wie bei manchen Andropogoneen u. a., sprechen doch wohl sehr für die Ursprünglichkeit der Zweizahl bzw. paarigen Anzahl der Leitbündel und damit für die Entstehung der Vorspelze aus zwei Blattgebilden. Die von ROSSBERG mitgeteilten Tatsachen stehen also mit der hier vertretenen Auffassung der Vorspelze als Verwachsungsprodukt zweier Blätter des äußeren Perianthkreises in bestem Einklang⁷.

⁶ Nach Besprechung von *Ehrharta* sagt ROSSBERG auf S. 22: „Die nun folgenden Phalarideen tragen den gemeinsamen Zug, daß bei ihnen die oberste Spelze nicht mehr 2-nervig ist, sondern durch das Auftreten eines Mittelnerven eine ungerade Nervenzahl erhält.“

⁷ ROSSBERG selbst entscheidet sich sonderbarerweise für die gegenteilige Auffassung; er hält die Vorspelze für ein Vorblatt und das Vorhandensein

Nach dieser morphologischen Klarstellung soll noch einiges über die stammesgeschichtliche Herkunft der Gramineen hinzugefügt werden.

Mit dem Hinweis auf die vorspelzenähnliche Entwicklung des äußeren Perianthkreises bei einzelnen Xyridaceen wollte ich natürlich nur sagen, daß sich innerhalb der *Enantioblastae*-Familien, an deren verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit wohl nicht zu zweifeln ist, solche Entwicklungstendenzen zeigen, wie sie die Vorfahren der Gramineen gleichfalls besessen haben mußten; es war damit aber keinesfalls etwa gemeint, daß gerade die Xyridaceen mit den Gramineen besonders eng verwandt wären. Die Xyridaceen sind ebenso wie die Eriocaulaceen und die Mayacaceen stark abgeleitete und einseitig spezialisierte Familien; es sind Endglieder von Seitenreihen des Stammbaumes, die sicher mit den Gramineen in keiner besonders engen Verbindung stehen. Das gleiche gilt wohl auch für die Centrolepidaceen mit ihrem gänzlich abweichenden Fruchtknotenbau. So bleiben also von den jetzt lebenden sechs Familien der *Enantioblastae* nur zwei übrig, die Commelinaceen und die Restionaceen, die für eine nähere Verwandtschaft mit den Gramineen in Betracht kommen könnten. Welche dieser beiden Familien den Gramineen nähersteht, dürfte nicht ganz leicht zu entscheiden sein. Für engere Beziehungen der Gramineen zu den Restionaceen sprechen der Habitus und der Bau der Blütenstände in dieser Familie; gegen solche engere Beziehungen sprechen unter anderem die Reduktion des äußeren Staubgefäßkreises und die vorherrschende Zweihäusigkeit der Restionaceen. Dem gegenüber sprechen manche Eigentümlichkeiten für engere Beziehungen der Gramineen zu den Commelinaceen. Vielleicht muß man bei Entscheidung dieser Frage dem Bau der Samenanlagen eine größere Bedeutung beimessen.

Bei den *Liliiflorae* sind die Samenanlagen im allgemeinen anatrop; bei den *Enantioblastae* sind sie im allgemeinen atrop. Darin liegt das Hauptmerkmal, nach welchem im WETTSTEINschen Systeme diese beiden Reihen unterschieden werden. Zweifellos ist in diesem Falle der atrophe Bau der Samenanlage von dem anatropen Bau stammesgeschichtlich abzuleiten. Bezeichnenderweise weichen nun gerade jene Familien, welche die Verbindung zwischen den beiden Reihen herstellen, von der Regel etwas ab. Bei den Bromeliaceen, welche unter den Liliifloren in mehrfacher Hinsicht die stärkste Annäherung an die Enantioblasten zeigen, sind die Samenanlagen nicht immer anatrop, sondern in einzelnen Fällen auch hemianatrop, atrop oder kampylotrop. Anderseits findet man bei den Commelinaceen, der ursprünglichsten Familie

eines Mittelnerven in der Vorspelze für das ursprüngliche Verhalten. Zu dieser Auffassung stehen manche seiner eigenen Äußerungen, z. B. die von mir oben in Sperrdruck wiedergegebenen Stellen, in einem bemerkenswerten Gegensatz.

unter den *Enantioblasten*, außer atropen Samenanlagen auch hemianatrophe, anatrophe und schwach kampylotrope⁸. Für alle übrigen Familien der *Enantioblastae* werden die Samenanlagen durchwegs als rein atrop angegeben⁹. Bei den Gramineen sind nun die Samenanlagen in der Regel nicht ausgesprochen atrop, sondern sie sind schwach kampylotrop oder vielleicht hemianatrop mit angedeuteter Kampylotropie. Für die Ableitung der Gramineen können also Familien mit rein atroper Samenanlage schwer in Betracht gezogen werden; denn die hypothetischen Vorfahren müssen schwach kampylotrope oder hemianatrophe Samenanlagen besessen haben. Solche findet man aber, wie gesagt, unter den *Enantioblastae* nur bei den Commelinaceen. Auf eine mutmaßliche enge Beziehung zwischen Gramineen und Commelinaceen hat K. SUESSENGUTH (München) schon vor längerer Zeit hingewiesen¹⁰. In der Neubearbeitung der Gramineen in HEGIS Illustr. Flora von Mitteleuropa¹¹ bringt er diese Auffassung noch klarer zum Ausdruck, indem er sagt:

⁸ „Samenanlagen, deren Mikropyle der Chalaza schräg gegenüberliegt“, BRÜCKNER G., Beiträge zur Anatomie, Morphologie und Systematik der *Commelinaceae*. (Botan. Jahrb. f. Syst. usw., Bd. 61, Beiblatt Nr. 137, Dezember 1926, S. 46.)

⁹ Hier wie bei den meisten vorausgegangenen Angaben über die morphologischen Verhältnisse bei den *Enantioblastae* stütze ich mich auf ENGLERS Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 15a (1930). Jedoch sind nach den Untersuchungen von K. SUESSENGUTH und R. BEYERLE, „Über die Xyridaceengattung *Abolboda* HUMB. et BONPL.“ (Botan. Jahrb. f. Syst. usw., Bd. 67, 1935, S. 132—142) bei dieser Gattung die Samenanlagen anatrop. Hemianatrophe oder schwach kampylotrope Samenanlagen werden nicht erwähnt. Aber selbst wenn solche vorkommen sollten, so wäre an eine nähere Verwandtschaft der Xyridaceen mit den Gramineen wohl nicht zu denken.

¹⁰ Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. (Inaug.-Dissert. München 1919 und Beihefte z. Botan. Centralbl., Bd. 38, Abt. II, Heft 1, 1920, S. 1—79.) Über die Embryonen der von ihm untersuchten Commelinaceen (2 Arten von *Commelina*, 5 Arten von *Tradescantia*) sagt SUESSENGUTH (S. 30 unten): „Sie zeigten sämtlich ein aus palisadenähnlichen Zellen bestehendes Skutellum: bei *Commelina* terminal, bei *Tradescantia* meist etwas dorsal verschoben. Keimspalte eckig, dem Scheitel genähert. Eine Annäherung an die Gramineenembryonen ist unverkennbar.“ — In einem an mich gerichteten Briefe vom 14. April 1937 betont SUESSENGUTH auch die hemianatropen Samenanlagen unter Hinweis auf LOTSY, Vorlesungen über botanische Stammesgeschichte, Bd. 3 (1911), S. 702, Fig. 476, und hebt als gemeinsames Merkmal der Gramineen und Commelinaceen unter anderem noch folgendes hervor: „Die Embryoentwicklung beginnt bei den Formen, die ich kenne, so, daß das Kotyl die Plumula zunächst als schwacher Wall etwa dreiviertelkreisförmig umschließt (ich verweise auf Fig. 1222 bei GOEBEL, Organographie, 2. Aufl., 3. Teil, S. 1251). Diese Erscheinung ist bei den Monokotylen sehr selten. Der Keimspalt der meisten Monokotylen (ich denke an Liliaceen, Juncaceen, *Helobiae*) entsteht auf andere Weise. . . . Später schließt sich das Kotyl über der Plumula bei beiden. . . .“

¹¹ Bd. I, 2. Aufl. (1936), S. 240, Z. 16—19.

„Verwandschaft besteht nach dem Vergleiche morphologischer und anatomischer Eigenschaften zwischen den Gräsern und Commelinaceen. — . . . Beide Familien dürften auf gemeinsame Vorfahren zurückgehen¹².“ Gegen diesen Ausspruch läßt sich gewiß nichts einwenden. Damit steht es natürlich nicht im Widerspruch, daß auch zwischen den Gramineen und den Restionaceen gewisse Verwandtschaftsbeziehungen vorhanden sind, denn es haben sich eben alle drei Familien aus einem gemeinsamen Urtypus heraus entwickelt. Die Beziehungen der Gramineen zu den *Enantioblastae* überhaupt, wenn auch nicht gerade zu einer bestimmten Familie unter diesen, erhellen auch aus verschiedenen embryologischen Tatsachen, die im vorstehenden gar nicht erwähnt wurden¹³. Somit kann es wohl als gesichert gelten, daß die Gramineen keine nähere Verwandtschaft zu den Cyperaceen besitzen, wohl aber sehr enge Verwandtschaft zu der Urform der *Enantioblastae*.

¹² In dem früher (Fußnote 10) erwähnten Brief hebt SUESSENGUTH unter anderem noch folgende Ähnlichkeiten der Gramineen mit den Commelinaceen hervor: „Neigung zur Knoten- und Blattscheidenbildung auch bei den Commelinaceen. Das interkalare Wachstum der Internodien von Commelinaceen scheint mir an das der Gräser zu erinnern. . . . Wir haben eine *Hoplis-menus*-Art in den Gewächshäusern, die im nichtblühenden Zustand sehr leicht mit einer schmalblättrigen *Tradescantia* verwechselt werden kann.“

¹³ SCHNARF K., Vergleichende Embryologie der Angiospermen (1931), S. 269.

Zur Frage der Entstehungsmittelpunkte des Spelzbaues im deutschen Sprachgebiete Mitteleuropas

Von

Heinrich Ludwig Werneck (Linz a. D.)

Nach der Verbreitungskarte von ENGELBRECHT (2¹, Karte 5) liegt das Schwergewicht des Winterspelz-Anbaues nach dem Stande vom Jahre 1913 im schwäbisch-alemannischen Stammesgebiete, welches nach Süden außerhalb der Grenzen des Deutschen Reiches auch auf das deutsche Gebiet der Schweiz und nach Vorarlberg und Tirol hineinreicht. Die größte Dichte des Anbaues steht dabei in der Linie Tuttlingen—Urach—Aalen einerseits, dann Tuttlingen—Kaufbeuren gegen den Lech anderseits. Das Verbreitungsgebiet greift aber auch nach verschiedenen Richtungen über das engere Stammesgebiet der Schwaben und Alemannen hinaus, und zwar am linken Rheinufer über Weißenburg in Richtung Nordwest in die rauhen Lagen des Hardts, des Hunsrücks, der Eifel, zwischen beiden Seiten der Mosel bis zum Hohen Venn. In gerader Richtung nach Norden rückt der Spelzanbau im alten Stammesgebiet der Mainfranken bis zur Linie Hanau—Würzburg a. Main vor, das Verbreitungsgebiet verläuft weiter in nordöstlicher Richtung an der Grenze der alten Stammesgebiete der Franken und Bayern über Donauwörth—Eichstädt—Neumarkt i. O. P. bis Forchheim bereits im Gebiet der Mainfranken; die genau östliche Abzweigung strahlt über die Bezirksämter Starnberg—Aitling bis nach Wasserburg a. Inn aus, endet also mitten im alten bayerischen Stammesgebiet. Einzelne abgesprengte Inseln dringen sogar bis in das Thüringische Gebiet vor, wo die rauhen Lagen diese Frucht besonders begünstigen. Von diesen letzteren Splittern soll an dieser Stelle nicht weiter gehandelt werden.

Es ist kein Zweifel, daß dieser Stand der Verbreitung vom Jahre 1913 bloß die Tatsache wiedergibt, daß der Spelzanbau nach dem Gang der wirtschaftlichen Entwicklung als extensive Weizenfrucht in den letzten zwei Jahrhunderten an Boden verloren hat, während der gemeine

¹ Die eingeklammerten Zahlen unmittelbar nach dem Namen der Gewährsmänner beziehen sich auf das Schriftenverzeichnis am Schlusse dieser Abhandlung.

Weizen (*Triticum vulgare* VILL.) seit dem Einsetzen der intensiven Wirtschaftsweise besonders seit 1850 in stets stärkerem Maße die für ihn günstigsten Lagen eroberte. Die heutige Karte gibt also bloß die Reste einer einstmals größeren wirtschaftlichen Verbreitung des Spelzes wieder. So berechtigt uns die Verbreitungskarte von 1913 zu dem Schluß, daß der Spelzanbau seit alters her nicht bloß auf das Gebiet des schwäbisch-alemannischen Stammes beschränkt war, sondern auch in den Gebieten einer größeren Anzahl von deutschen Stämmen eine uralte Wurzel hat, seine Verbreitung aber durch besondere Umstände (Kleinbesitz, rauhe Lagen) heute nur mehr im schwäbisch-alemannischen Teil seine größte Dichte besitzt.

Dazu ist in pflanzenbaulicher Hinsicht noch zu überlegen: nach ENGELBRECHT stellt der Spelz eine Frucht dar, welche besonders jene Lagen auszunutzen versteht, die an der Grenze des Anbaues von Roggen und gemeinem Weizen liegen. Er eignet sich somit besser für rauhere Lagen, wo der gemeine Weizen nicht mehr sichere Ernten bringt, ist dem Auswintern und dem Vogelfraß weniger ausgesetzt, aber auch für den Handel weniger geeignet, dient darum in erster Linie für die Deckung des Hausbedarfes im Kleingrundbesitz, da er ein feines Mehl liefert, das sich auch für feinste Backware ohne Beimengung von ausländischem Weizen eignet (auch GRADMANN, 4, S. 346).

Die Versuche, über die Herkunft und Entstehungsgeschichte des Spelzes festere Unterlagen zu gewinnen, haben in den letzten Jahrzehnten verschiedene Forscher zu sehr umfangreichen Arbeiten angeregt. Es seien hier nur die wichtigsten Anschauungen zusammenfassend wiedergegeben: GRADMANN (4, S. 344) betont, daß noch heute der süddeutsche Dinkelbau ganz in das Wohngebiet des schwäbisch-alemannischen Stammes hineinfällt, es sei eine Fabel, daß das geographische Verbreitungsgebiet des Spelzes sich erst im Laufe der letzten Zeit auf das schwäbisch-alemannische Stammesgebiet zurückgezogen habe (S. 347). Schon im ganzen Mittelalter sei die Verbreitung des Dinkels nach vielen tausenden Urkunden genau dieselbe gewesen wie noch im Anfange des 19. Jahrhunderts. Nach den bronzezeitlichen Spelzfunden in der Westschweiz (NEUWEILER, 8, 9, 10) schränkt GRADMANN seine Auffassung dahin ein, daß die Schwaben-Alemannen bei ihrer Einwanderung den Dinkel von der vorgermanischen Bevölkerung übernommen hätten. Bereits vorher (1918) weist SCHULZ (13) hallstattzeitliche Spelzfunde auch um Forchheim und in der fränkischen Schweiz nach. FLAKSBERGER (3, aus der Schule von VAVILOV) kommt zur Schlußfolgerung, daß *Triticum spelta* aus *Tr. vulgare* HOST in später vorhistorischer Zeit (später als im Steinzeitalter) im Gebiete der nordwestlichen Alpen, des schwäbischen Jura und des Schwarzwaldes, d. h. im Lande der alten Alemannen und Schwaben entstanden sein müsse. SCHIEMANN schränkt die Auffassung von GRADMANN weiter ein und führt aus: Wenn auch die Aus-

breitung des Spelzes vom frühen Mittelalter an an die Alemannen bis in die neueste Zeit geknüpft ist, so sei doch bereits vor der Ankunft der Alemannen nach den neueren Funden in den Pfahlbauten der Spelz das Hauptgetreide der Westschweiz gewesen. Sie weist weiter auf andere Verbreitungsgebiete am Rhein hin und betont, daß besonders das Urkundenmaterial auf heute französischem Boden noch nicht genügend bearbeitet sei. Darum dürfte ein ursprünglich zusammenhängendes, wenn auch ziemlich beschränktes Verbreitungsgebiet längs des Rheines mit einem Vordringen in die umgebenden Höhen hinauf angenommen werden (SCHIEMANN, 11, S. 145/146).

Hier wollen wir anknüpfen: Was SCHIEMANN für die Gebiete links des Rheines vorschlägt, wollen wir auch für einige Gebiete rechts des Rheines als gültig in Anspruch nehmen und uns um Belege für andere deutsche Stammesgebiete in einem genauer umschriebenen Raum umsehen.

Zunächst die bisher nachgewiesenen vorgeschichtlichen Anbauggebiete im mitteleuropäischen deutschen Sprachraume: Die von SCHULZ beschriebenen hallstattzeitlichen Funde von Forchheim und in der fränkischen Schweiz beweisen nur, daß der Spelzanbau dort vor dem Einwandern der Mainfranken bereits einheimisch war, von den Franken selbst übernommen und bis heute gepflegt wurde; denn heute steht nach ENGELBRECHT im Bezirke Forchheim der Spelz noch weiter mit einer Dichte von 1—10% der Getreidefläche. Jedenfalls ist damit ein uraltes Anbauggebiet, vielleicht ein Entstehungsgebiet im Lande der alten Mainfranken sichergestellt, das zumindest nach dem Alter ebenbürtig ist den hallstattzeitlichen Anbaugebieten in Württemberg (SCHULZ) und nur etwas jünger als die bronzezeitlichen von der Westschweiz (NEUWEILER). Damit fällt bereits eine These von GRADMANN mit dem alemannischen Stammesgebiet als wahrscheinlich einzigem Entstehungsmittelpunkt des Spelzes. Dieses mainfränkische Anbauggebiet wird zugleich auch durch eine sehr wichtige frühmittelalterliche Urkunde noch stärker nachgewiesen.

Nun zu den Urkunden und Quellen des frühen Mittelalters: GRADMANN stellt an die Spitze der Belege des Spelzanbaues in nachrömischer Zeit auf alemannischem Boden die St. Galler Urkunde von 802, welche über die Angabe von Korn („Chernone“) aus Potingas (Böttingen auf dem Neuberg) berichtet und führt weiter aus, daß im ganzen Mittelalter hindurch die vielen tausenden von Angaben über Einkünfte im Dinkel mit verschwindenden Ausnahmen noch strenger als im 19. Jahrhundert sich an das schwäbisch-alemannische Stammesgebiet halte (S. 374).

Im folgenden werden beispielsweise einige Urkunden angeführt, welche beweisen, daß bei eingehendem Studium der Urkunden auch Belege auftauchen, welche die Anschauung von GRADMANN widerlegen. Sie sind mit der St. Galler Quelle fast gleichaltrig und sollen hier zum erstenmal die gebührende Beachtung finden.

1. LUDWIG DER DEUTSCHE bestätigt 8 Huben in Hornau, welche RUOTLINT der St. Marienkapelle in Frankfurt am Main geschenkt hat, im Gaue Nitecheuue, im Besitze eben derselben königlichen Kapelle: der Wortlaut der Urkunde. . . et conplacitavit inde, ut per unumquemque annum ei daretur de frumento mod. XL, de spelta mod. XXX, de avena mod. LX et quattuor carrad. de vino . . . (7, Monumenta bioca, XXVIIIa, Nr. 45, S. 58/59) anno 874 (mense Maio aut Junio) TRIBURIS.

Hornau liegt am südlichen Abhange des Taunus. Der Gau Nitecheuue ist der Gau um die Nidder, einem rechten Nebenfluß des Mains (Deutung der Ortsnamen nach dem Bayerischen Hauptstaatsarchiv München). Die Urkunde bestätigt die alljährliche Abgabe von 40 Mut² Roggen, 30 Mut Spelz, 60 Mut Hafer und von 4 Fudern³ Wein, stammt aus dem Jahre 874; der Ort Hornau ist nur wenige Kilometer von Frankfurt am Main entfernt. Deutlich nimmt hier der Spelz die Stelle vom Weizen ein, ein Hinweis, daß der gemeine Weizen damals überhaupt dort nicht gebaut wurde. Stammesgebiet der Mainfranken.

2. Ein gewisser KOZHERI erhält vom Passauer Bischof REGINHARI ein Grundstück zu Tacherting an der Alz zu Lehen, gegeben zu Hemming im Jahre 818—838, 8. II. . . et eius non denegavit voluntas in ea vero ratione, ut annis singulis census dare debuisset id est de cervisia sielos XXX, de farina spelta moedios II (HEUWIESER, 6, S. 63, Nr. 75). Zu deutsch: „und entsprach seinem Wunsche unter der Bedingung, daß er alljährlich zu Dienst zu geben hätte . . . 30 Söchter⁴ Bier und 2 Mut Spelzmehl.“ Tacherting an der Alz, B. A. Traunstein, O. B., liegt kaum 25 km östlich von Wasserburg am Inn, die Alz ist ein rechter Nebenfluß des Inns. Der Ort der urkundlichen Niederschrift ist Hemming, Bezirk Braunau am Inn, im heutigen Oberösterreich. Bemerkenswert ist die Angabe von Bier und Spelz, welcher hier gleichfalls die Stelle des gemeinen Weizens einnimmt.

Schlagen wir jetzt dazu einen Geschichtsatlas auf, der uns die Gebiete der deutschen Stämme in sehr früher Zeit vor Augen führt, z. B. eine Karte Deutschlands zur Zeit der sächsischen und fränkischen Kaiser (11. Jahrhundert) und vergleichen gleichzeitig das Verbreitungsgebiet des Spelzes nach der Karte von ENGELBRECHT, entsprechend dem Stand von 1913:

a) Das fränkische Stammesgebiet: Die Linie Hanau—Würzburg—Forchheim, welche noch im Jahre 1913 als nördliche Spelzanbaulinie durch ENGELBRECHT aufgezeigt wird, ist belegt durch die Urkunde Hornau bei Frankfurt am Main aus 874, der Punkt Forchheim durch hallstattzeitliche Funde (SCHULZ).

² Z. B. 1 Mut (modius) österr. = 30 Metzen zu je 61 Liter.

³ Z. B. 1 Fuder (carrada) österr. = 30 Eimer zu je 56,6 Liter.

⁴ 1 Söchter (sielus) = kleines Hohlmaß von nicht näher bestimmbarer Größe.

b) Das fränkisch-altbayerische Grenzgebiet. Die Ausstrahlung über Donauwörth—Eichstätt—Neumarkt—Forchheim durch die hallstattzeitlichen Funde im fränkischen Jura (SCHULZ).

c) Das altbayerische Stammesgebiet. Der Ast gegen Osten, welcher im Jahre 1913 noch bis Wasserburg am Inn führt, ist belegt durch die Urkunde von 818 aus Tacherting, welcher Ort kaum 25 km östlich von Wasserburg am Inn liegt.

d) Das schwäbisch-alemannische Stammesgebiet. Hier liegt nach ENGELBRECHT noch im Jahre 1913 der Schwerpunkt des Spelzanbaues. Bronzezeitliche Funde von Möringen, Alpenquai in Zürich (NEUWEILER 1924) und Sumpf bei Zug (NEUWEILER 1931), hallstattzeitlich aus Württemberg (SCHULZ 1920), älteste schriftliche Urkunde aus St. Gallen 802 (GRADMANN, Schwäbische Alb).

e) Das Nieder- und Oberlothringische Stammesgebiet. Von dem nordwestlichen Aste, welcher nach ENGELBRECHT 1913 am linken Rheinufer von Weißenburg über die genannten Höhen bis zum Hohen Venn verläuft, stehen noch vorzeitliche und mittelalterliche Belege aus. Aber auch für dieses Gebiet werden sich wohl bei eingehender Forschung entsprechende Belege finden lassen.

Zusammenfassend kann somit gesagt werden, daß das Verbreitungsgebiet von 1913 nach ENGELBRECHT mit allen Ausstrahlungen in die verschiedenen deutschen Stammesgebiete bereits durch vorgeschichtliche Funde und frühmittelalterliche Urkunden hinreichend bewiesen ist und daß es nicht auf das schwäbisch-alemannische Stammesgebiet allein beschränkt ist. Es kommt vielmehr ein Raum in Frage, welcher bereits vor der Einwanderung der deutschen Stämme in dieses Gebiet vom Spelz besetzt war und vorläufig folgendermaßen abgegrenzt wird: Im Norden die Mainlinie—Forchheim, dann Passau—Inn—Salzburg—Abfall der nördlichen Kalkalpen—Lech aufwärts—westliches Tirol—Vorarlberg (14) und die Schweiz mit den von GRADMANN angegebenen Grenzen—Wasgenwald—Hardt—Mainmündung. Dieses Gebiet ist vorläufig durch die obgenannten Funde und Urkunden bewiesen. Die Belege westlich des Rheins mit der nordwestlichen Ausstrahlung in das alte Lothringen hinein und für das übrige Frankreich stehen noch aus.

Für die Möglichkeit eines alten Verbreitungs- und Entstehungsmittelpunktes im bayerisch-österreichischen Raume sollen einige Belege herangebracht werden, welche aus dem bayerisch-österreichischen Grenzgebiet stammen.

Zunächst einige Worte zu den möglichen vorgeschichtlichen Funden dieses Gebietes. Nach SCHULZ 1916/17 haben bisher die hallstattzeitlichen Fundstätten von Mitteldeutschland und Österreich noch keinen Spelz zum Vorschein gebracht, die bronzezeitlichen Vorkommen von Ungarn und Schlesien können bisher noch nicht als gesichert angesehen werden

(SCHIEMANN, 11, S. 143). Doch hat gerade SCHULZ in einer späteren Arbeit (1918/20) Spelzfunde aus Mitteldeutschland selbst nachgewiesen. Das Fehlen von hallstattzeitlichen Fundorten in der Richtung Österreich beweist noch lange nicht, daß der Spelz in diesem Raume in vorgeschichtlicher Zeit nicht beheimatet war. Denn leider sind gerade die ersten Funde in den Ostalpen von den Mondseer und Atterseer Pfahlbauten angefangen bis zur römischen Zeit auf Kulturpflanzen und besonders auf Getreidereste nur sehr unvollkommen bearbeitet worden; vielfach waren bei der Hebung der Funde gerade die Arbeitsverfahren nicht mit der wünschenswerten Genauigkeit auch auf Reste von Nutz- und Kulturpflanzen eingestellt, so daß wahrscheinlich viel kostbares Material unwiederbringlich in dieser Richtung bei uns verlorengegangen ist. Darum ist auch ein endgültiges Urteil, ob in der Vorgeschichte dieses Gebiet auch vom Spelz besiedelt war, noch nicht möglich. Anders steht es heute mit den geschichtlichen Quellen aus der Zeit nach 1500 wenigstens im Lande Oberösterreich; hier sollen nur einige Beispiele gebracht werden:

1. Die Gülteneinlag für das Land Oberösterreich aus dem Jahre 1526 (Gmundener Stadtarchiv Nr. 124, derzeit im Landesarchiv Linz a. D.) führt unter den Getreide- und anderen Früchten, welche im Lande gebaut und zur Abgabe herangezogen werden, auch den „Tunkel oder Speldten“ an. Die „Erleiterung und Information“ zeigt unter Angabe von Beispielen, unter denen sich auch der Spelz befindet, an, wie diese Früchte aus dem einheimischen Maß („Starhnberger mezen“) in „Wiener metzen bey gethraidt transferiert und reduziert“ werden sollen. Die Einleitung dieser Gülteneinlag führt auch die Gründe an, aus welchen im Jahre 1526 eine löbliche Landschaft, das Herzogtum Österreich ob der Enns, sich dazu bequemt und entschlossen hat, eine allgemeine „Gültenseinlag“ im ganzen Lande einzurichten, a) „um den christlichen Glauben vor den Türken zu schützen“; b) „daß Ehr, Treu, weib, Khindt, Haab und Güeter verwahret“; c) „Gleichheit, ainigkeit, Friedt erhalten werde“. Diese Gülteneinlag bedeutet nichts anderes als einen Steuerauftrag an die Herrschaften, welche diese wieder bei den Rustikalgütern einzuheben hatten. Die allgemeine Einhebung des Spelzes als Steuer durch die Landschaft Oberösterreich beweist nur, daß diese Frucht im Lande in erheblichem Maße gebaut wurde (5).

2. Kaiser JOSEF II. gibt für das neuverleibte Innviertel („Yhnviertel“, 1779 von Bayern an Österreich abgetreten) eine neue Zehentordnung vom 25. II. 1782 bekannt und gleicht diese Zehentabgabe an das übrige Oberösterreich an. Als zehentpflichtige Früchte werden für das Innviertel im ersten Artikel genannt: „Wein, Safran, Waiz, Korn, Fesen, Dünkel, Gersten, Habern“ usw. (Landesarchiv Linz a. d. D. G I/12—3¹/₂ Schuberbd. 691).

Die Stellung von „Fesen“ und „Dünkel“ unmittelbar nach dem

Roggen deutet auf die wirtschaftliche Bedeutung dieser Frucht zur Genüge hin. Die Aufnahme in die Zehentordnung beweist ferner, daß der Spelz auch im Innviertel Oberösterreichs um 1782 noch allgemeine Verbreitung besaß.

Das altbayerische Gebiet im Raume Regensburg—Passau—Salzburg—München im Anschluß an das benachbarte Oberösterreich ist bis heute leider noch nicht quellenmäßig auf eine alte Besiedlung durch den Spelz untersucht. In den Zehentordnungen dieses Gebietes von 1500 an wird der Spelz allerdings nach einer Mitteilung des Hauptstaatsarchivs München nicht genannt. Greifbare Ergebnisse zu dieser Frage könnten allerdings nur durch eingehendes Studium des vorhandenen Urkunden- und Quellenmaterials an den Archiven in München, Landshut, Regensburg, Passau usw. erzielt werden.

Linz a. D., am 20. März 1937.

Schrifttum

1. Cerny A., Zwei Aktenstücke zur Culturgeschichte Oberösterreichs im 14. Jahrhundert. Museal-Bericht Franc. Car., XXXIX, Linz 1881.
2. Engelbrecht Th. H., Die Feldfrüchte des deutschen Reiches (Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft Nr. 357). Karte 5, Text S. 8. Berlin 1928.
3. Flaksberger C., Ursprungszentrum und geographische Verbreitung des Spelzes (*Triticum spelta* L.). Angewandte Botanik, Bd. 12, S. 86 bis 99. 1930.
4. Gradmann R., Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. Schwäb. Albverein, 1936, 3. Aufl., 2 Bde.
5. Gülden-Einlag 1526 (fol 20). Stadtarchiv Gmunden Nr. 124, derzeit im Landesarchiv Linz a. D.
6. Heuwieser M., Die Traditionen des Hochstiftes Passau, Nr. 75, S. 63. München 1930.
7. Monumenta boica, XXVIIIa, Nr. 45, S. 58/59.
8. Neuweiler E., Die Pflanzenwelt in der jüngeren Stein- und Bronzezeit der Schweiz. (Ein Überblick nach den Funden aus den Pfahlbauten.) Mitteilungen der Antiquarischen Ges. in Zürich, Bd. XXIX, Heft 4, 1924.
9. — — Pflanzenreste aus den Pfahlbauten des ehemaligen Wauwilensees. Mitteil. d. Naturf. Ges. Luzern, Bd. IX, S. 301—323. 1924.
10. — — Die Pflanzenreste aus dem spätbronzezeitlichen Pfahlbau „Sumpf“ bei Zug. Zürich 1931.
11. Schiemann E., Entstehung der Kulturpflanzen (Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. III. Berlin: Borntraeger, 1932).
12. Schiffmann K., Die mittelalterlichen Stiftsurbare des Erzherzogtums Österreich ob der Enns. 1. Teil 1906, 2. Teil 1913, 3. Teil 1915, in „Österreichische Urbare, III. Abt., 2. Bd., herausgegeben von der kais. Akademie d. Wiss. Wien.
13. Schulz A., Über prähistorische Reste des Einkorns (*Triticum monococcum* L.) und des Spelzes (*Trit. spelta* L.) aus Süddeutschland. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 36. Bd., S. 726—731. 1918.
14. Stolz O., Zur Geschichte der Landwirtschaft in Tirol. Tiroler Heimat (Innsbruck), neue Folge, 3. Bd., S. 123. 1930.

Besprechungen

Chodat F. et collaborateurs: Edmond Boissier, botaniste Genevois, 1810—1885. (Bull. de la Soc. Bot. de Genève, 2. série, vol. XXVIII, 1937.) 8°. 76 S., mit 9 Tafeln und 2 Textabb. (Sonderabdruck als selbständiges Buch herausgegeben.)

Die vorliegende Erinnerungsschrift wurde anlässlich der 100jährigen Wiederkehr von E. BOISSIERS erster Reise nach Spanien (1837) herausgegeben, auf welcher er die Andalusische Tanne, *Abies pinsapo*, entdeckte. Gerade diese erste Reise, die BOISSIER in ganz jungen Jahren unternahm (er war im ganzen neunmal in Spanien), wirkte durch ihre reichen Erfolge auch auf andere Botaniker sehr anregend und bildet geradezu einen Markstein in der Geschichte der botanischen Erforschung Spaniens. Es war daher ein schöner und glücklicher Gedanke, zur Hundertjahrfeier dieses Ereignisses eine Schrift herauszugeben, die das Andenken an einen der bedeutendsten botanischen Forschungsreisenden des neunzehnten Jahrhunderts neu belebt. BOISSIERS geistreiche und sympathische Persönlichkeit, sein inhaltsreiches Leben, sein rastloses und vielseitiges Wirken werden dem Leser in lebhaften Farben vor Augen geführt. — Das Büchlein gliedert sich in folgende Teile: CHODAT F., Le centenaire du voyage d'EDMOND BOISSIER à la Sierra Nevada (S. 1—4). — BOISSIER E. (petit-fils), EDMOND BOISSIER dans sa vie privée, dans sa famille (S. 5—12). — HOCHREUTINER B. P. G., EDMOND BOISSIER systématicien (S. 13—23). — CHODAT F., EDMOND BOISSIER géographe botaniste (S. 24—38). — BEAUVERD G., EDMOND BOISSIER collectionneur et voyageur (S. 39—49). — BARBEY DE BUDÉ C., Le jardin de Valleyres (S. 50—53). — BARBEY A., La forêt de „pinsapares“ découverte en 1837 par EDMOND BOISSIER (S. 54—76). — Drei Bildnistafeln zeigen BOISSIER in verschiedenen Lebensaltern, eine Tafel zeigt ein Stück aus seinem botanischen Garten in Valleyres, fünf Tafeln beziehen sich auf *Abies pinsapo* BOISS.; die zwei Textbilder sind nach zeitgenössischen Bleistiftzeichnungen angefertigt, die BOISSIER in Begleitung botanischer Freunde auf Sammelexkursionen zeigen. — Die fesselnde Schrift ist nicht nur ein mit viel Ehrfurcht und Liebe geschaffenes Denkmal für den großen Gelehrten; sie ist auch ein sehr wertvoller Beitrag zur Geschichte der Botanik. E. JANCHEN (Wien)

Degen Á. v., Flora Velebitica. Aufzählung der auf dem Velebitgebirge, auf dem Senjsko Bilo und dem Plješevica-Bergzuge bisher beobachteten Pflanzen nebst einer Schilderung der in pflanzengeographischer Beziehung in Betracht kommenden physikalischen Verhältnisse des Gebietes. Gr.-8°. I. Bd.: XI und 662 S., mit 80 Textabb. und einer Bildnistafel; II. Bd.: 667 S. Budapest: Verlag der Ungar. Akademie der Wissenschaften, 1936, bzw. 1937.

Das Velebitgebirge in Süd-Kroatien war lange Zeit hindurch infolge seiner Abgeschlossenheit und Unwirtlichkeit eine der in botanischer Hinsicht am schlechtesten bekannten Gegenden von Europa. Dank der jahrelangen zielbewußten Arbeiten des Verfassers ist die Flora dieses Gebirges jetzt so gründlich erforscht, wie es auch im Zentrum der Kulturländer Mitteleuropas

kaum besser der Fall sein könnte. Auf zahlreichen Forschungs- und Sammelreisen, hauptsächlich in den Jahren 1905 bis 1913 hat der Verf. den Velebit nach allen Richtungen durchquert und er hat auch eine Reihe von Mitarbeitern in den Dienst dieser Forschungen gestellt. So wurde aus allen Teilen des Gebirges planmäßig ein überaus reiches Pflanzenmaterial zusammengetragen, dessen gründliche Durcharbeitung viele Jahre in Anspruch nahm. Im Jahre 1923 war das umfangreiche Manuskript der Velebitflora fertiggestellt. Geldliche Schwierigkeiten verzögerten die Drucklegung, die der am 31. März 1934 verstorbene Verf. nicht mehr erlebt hat. Eine kurze Lebensgeschichte (samt wohl gelungenem Bildnis) des um die Floristik Ungarns und der gesamten Balkanländer so hochverdienten Gelehrten ist seinem großen Werke vorangestellt; sie ist von seinem langjährigen Mitarbeiter GÉZA LENGYEL verfaßt. Das Vorwort des Verfassers, nach Fertigstellung des allgemeinen Teiles geschrieben, ist vom Februar 1916 datiert. Der allgemeine Teil (Bd. I, S. 5—452) behandelt die geographischen (orographischen und tektonischen) Verhältnisse (S. 7—97), die geologischen Verhältnisse (S. 98—143), die klimatischen Verhältnisse (S. 144—178), die Hydrographie (S. 179—202), die Alp- und Weidewirtschaft (S. 203—264), die forstlichen Verhältnisse (S. 265—340), die Kulturen (S. 341—357) und die Geschichte der Erforschung der Flora des Velebitgebirges (S. 358—422); er schließt mit einem Ortsregister (S. 423 bis 451). Dem allgemeinen Teile eingefügt sind zahlreiche schöne Landschafts- und Vegetationsbilder, größtenteils aufgenommen von Dr. RADIVOJ ŠIMONOVIĆ. Der spezielle Teil (ab S. 453 des I. Bandes) enthält die Aufzählung der im Velebitgebirge nachgewiesenen Farnpflanzen und Blütenpflanzen mit genauer Angabe der Verbreitung und aller Fundorte (nebst Sammler bzw. Gewährsmann). Wo es angemessen erscheint, sind auch eingehende Besprechungen systematisch schwieriger Formenkreise z. T. mit Bestimmungsschlüsseln, ferner Erörterungen über Nomenklaturfragen, über zweifelhafte Vorkommensangaben usw. eingefügt. Überall zeigt sich im speziellen Teile die meisterhafte Beherrschung der Systematik, das feine Gefühl für die sichere Erfassung auch minutiöser Verschiedenheiten und die außergewöhnlich große persönliche Erfahrung. Vom speziellen Teile enthält der erste Band die Bearbeitung der Pteridophyten, Gymnospermen und Monokotyledonen. Im zweiten Bande sind die Dikotyledonen von den Salicaceen bis einschließlich zu den Solanaceen behandelt. Der noch ausständige dritte Band wird den Rest der sympetalen Dikotyledonen, von den Scrophulariaceen bis zu den Compositen, enthalten.

E. JANCHEN (Wien)

Diels L., Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador.

(Bibliotheca Botanica, Heft 116.) 4°. 190 S., mit 1 Karte, 2 Textabb. u. 8 Tabellen. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1937. — RM 64,—.

Im Sommer und Frühherbst 1933 hat Verf. Ecuador bereist. Dieses Land ist unter den Ländern der südamerikanischen Anden noch verhältnismäßig schlecht bekannt. Verf. ist daher in seinem vorliegenden Werke auch darauf bedacht, auf die noch bestehenden Lücken in unseren Kenntnissen hinzuweisen und Anregungen zu geben, wie sie künftig auszufüllen sein werden. Dies geschieht besonders in dem als „Botanische Landeskunde von Ecuador“ bezeichneten ersten Teil der Arbeit. Das Land wird in West-Ecuador (nördliches und südliches Küstenland), Mittel-Ecuador (das andine Gebiet, geobotanisch in 7 Gebiete gegliedert) und Ost-Ecuador (im Osten der Anden) eingeteilt. Verf. bereiste einen Teil des südlichen Küstenlandes und besonders das andine Gebiet. Auf Grund seiner eigenen Beobachtungen und der Litera-

turangaben schildert er die geobotanischen Verhältnisse des Landes, soweit sie derzeit bekannt sind. Das nördliche Küstenland sowie Ost-Ecuador sind botanisch noch nahezu unerforscht. Die bisherigen botanischen Reisen in Ecuador bzw. die botanischen Sammler und ihre Reisewege werden in übersichtlicher Weise zusammengestellt.

Des Verfassers eigene Aufsammlungen umfassen über 900 Nummern. Die Bearbeitung wurde größtenteils vom Verfasser selbst, teilweise auch von verschiedenen Spezialisten und sonstigen Mitarbeitern durchgeführt. In der vorliegenden Aufzählung (S. 57—175), die nur die Blütenpflanzen betrifft, sind 95 Arten und 12 Varietäten neu, ein deutliches Zeichen dafür, wie viel Neues auch künftighin in Ecuador noch zu finden sein wird.

E. JANCHEN (Wien)

Fischer W. J. und Bartning L., Heilpflanzen der Heimat in Wort und Bild. Einführung und Beschreibung von WILHELM J. FISCHER, Tafeln und Zeichnungen von LUDWIG BARTNING. Kl.-8°. 110 S., mit 53 Farbentafeln und 21 Textabb. Leipzig: Quelle und Meyer, 1937. — In Leinen geb. RM 5,80.

Das Buch vereinigt wissenschaftliche Gediegenheit des Textes mit Naturtreue und Schönheit der Abbildungen. Es werden über 160 Pflanzen behandelt, die in Deutschland entweder heimisch oder in Kultur winterhart sind und die als Heilpflanzen oder Volksheilpflanzen in Verwendung stehen. Manche seltene Arten sind aus Gründen des Naturschutzes weggelassen. Die Bilder sind von außergewöhnlicher Plastik und Genauigkeit, sie werden dem Anfänger das Erkennen der Pflanzen ganz wesentlich erleichtern; nur die rosigen Farbtöne der Blüten sind nicht immer richtig getroffen (z. B. bei *Valeriana*, *Verbena*, *Menyanthes* u. a.). Der Text hält sich durchwegs auf zeitgemäßer wissenschaftlicher Höhe und verzichtet in objektiver Sachlichkeit auf jede Übertreibung der Heilwirkungen. Bemerkenswert sind die Angaben über wirksame chemische Inhaltsstoffe, sowohl bei jeder einzelnen Pflanze, als auch im allgemeinen Teil (S. 10—16). Sehr zweckmäßig ist auch die systematische Übersicht über die im Buche behandelten Pflanzen (S. 17—30) unter Angabe von Sammelgut, Sammelzeit und Inhaltsstoffen. Das Buch ist sicher eines der besten, das auf dem Gebiete der volkstümlichen Heilpflanzenkunde erschienen ist.

E. JANCHEN (Wien)

Krieger W., Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der außereuropäischen Arten. (Dr. L. RABENHORSTS Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl., XIII. Band, Abt. 1, herausgeg. von R. KOLKOWITZ, Liefg. 3: S. 377—536, Taf. 37—72). 8°. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft. 1937. — RM 20,—.

In dieser Lieferung beginnt die Bearbeitung der *Cosmarieae* (über die systematische Gliederung der Desmidiaceen vgl. die Besprechung der ersten zwei Lieferungen in dieser Zeitschrift, Bd. 84, 1935, S. 306—307). Nach einem Bestimmungsschlüssel für die Gattungen dieser Tribus (S. 377) folgt die monographische Bearbeitung der Gattungen *Docidium*, *Pleurotaenium*, *Triploceras*, *Ichthyocercus*, *Tetmemorus* und *Euastrum* (letzte Gattung noch nicht abgeschlossen!). Gliederung, Bestimmungsschlüssel, Literatur und Tafelabbildungen lassen die gleiche Sorgfalt erkennen, die wir schon von den ersten zwei Lieferungen her kennen. Der Bestimmungsschlüssel für die Arten von *Euastrum* allein zählt 13 Seiten, was für die eingehende Gliederung dieser Gattung durch den Verfasser spricht.

B. SCHUSSNIG (Wien)

Krüßmann Gerd, unter Mitwirkung von **Karl Frost**, **Die Laubgehölze**. Verzeichnis und Beschreibung der in Deutschland winterharten Laubgehölze. Ein Nachschlagebuch für Gärtner, Forstleute und Gartenfreunde sowie zum Gebrauch an Fachschulen. 8°. 380 S., mit 1605 Textfig. Berlin: P. Parey, 1937. — RM 12,60.

Das Buch ist in erster Linie für die gärtnerische Praxis geschrieben, wird aber auch dem Botaniker als Nachschlagewerk wertvolle Dienste leisten. Verfasser ist Dendrologe an der bekannten Baumschule L. Späth in Berlin, sein Mitarbeiter Frost ist seit 50 Jahren in der praktischen Dendrologie tätig. Das Pflanzenmaterial, die reichhaltige Bibliothek und die langjährigen Erfahrungen der Baumschule Späth standen dem Verfasser für seine Arbeit zur Verfügung. — Das Buch enthält die Beschreibungen von 2124 Arten und 1025 Varietäten und Gartenformen. Davon sind 1007 Arten in Strichzeichnungen des Verfassers dargestellt. Bei jedem Gehölz findet man die Beschreibung, die Heimatsangabe und allfällige Synonyme. Eine Erklärung der in den Beschreibungen angewendeten Fachausdrücke ist in dem allgemeinen Teil (S. 1—10) vorausgeschickt, dessen Überschrift „Einführung in die Laubholzkunde“ insofern nicht glücklich gewählt ist, als man hier nichts über Holz, Borke, Winterknospen usw. findet, wie man wohl erwarten würde. Die Abbildungen sind einfach, aber im allgemeinen gut, nur einzelne, wie etwa Rosmarin (S. 269) oder gesägter Blattrand (S. 5), zu wenig charakteristisch.

E. JANCHEN (Wien)

Kylin H., **Anatomie der Rhodophyceen**. (K. LINSBAUERS Handbuch der Pflanzenanatomie, fortgeführt von G. TISCHLER und A. PASCHER, II. Abt., Band VI, 2. Teilband: Algen [B, g].) 8°. Berlin: Gebr. Borntraeger, 1937. — RM 34,80.

Das vorliegende Buch bringt weit mehr, als man es vom Titel erwartet. Während der rein anatomische Stoff, sorgfältig gesichtet, auf den ersten 38 Seiten Platz findet, behandelt der übrige Teil (S. 39—292) des Buches die Morphologie und Organographie der vegetativen und reproduktiven Organe bei den Rotalgen (Bangiaceen und Florideen). Die reichen persönlichen Erfahrungen des Verfassers auf diesem Gebiet sowie seine umfassende Beherrschung der Literatur gestalten dieses Werk zu einem grundlegenden und unentbehrlichen Handbuch der Rhodophyceen-Morphologie. Die Gliederung des reichhaltigen Stoffes nach dem von KYLIN selbst und seinen Mitarbeitern neu ausgebauten Rhodophyten-system gestattet auch eine rasche Orientierung für den Morphologen wie für den Systematiker, zumal Verfasser so ziemlich alles, was heute auf diesem Gebiet bekannt ist, in sein Buch zusammengetragen hat. Die Darstellung ist nicht rein kompilatorisch, sondern Verfasser geht kritisch zu Werke, wobei sein reiches Können auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte der Rotalgen Gewähr für die objektive Beurteilung sowohl der allgemeinen Fragen als auch der Einzelheiten gibt. Das Buch ist mit Abbildungen reich ausgestattet, von denen ein beträchtlicher Teil aus den Originalen des Verfassers stammt. Den Abschluß des Buches bilden Bemerkungen über den Generationswechsel der Florideen (S. 291—293), in welchen in knappster Form die wesentlichsten Punkte dieser Frage auf Grund der derzeitigen Kenntnisse präzisiert werden, und schließlich einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Florideen, die in einer „Anatomie“ vielleicht befremdend wirken, die sich aber aus dem vorangehenden Stoff durchaus harmonisch ergeben. Es folgt dann ein umfangreiches Literaturverzeichnis (S. 296—318), ein Verzeichnis der Autorennamen (S. 319—322),

ein Verzeichnis der lateinischen Namen (S. 323–328), ein Figurenverzeichnis (S. 329–338) und schließlich ein Sachregister (S. 339–347). Diese Schlußregister tragen in angenehmer Weise zum raschen Nachschlagen in einem an Tatsachen so reichen Handbuch bei. Die Gesamtausstattung ist, wie dies beim Verlag Borntraeger nicht anders zu erwarten, in jeder Hinsicht vorbildlich.

B. SCHUSSNIG (Wien)

Lehmann A., Gartenzierpflanzen. Eine Anleitung zum Bestimmen der Holzgewächse, Stauden und einjährigen Pflanzen unserer Gärten. Für Botaniker, Gärtner und Gartenfreunde sowie zum Gebrauch an gärtnerischen Lehranstalten. Zweite, neu bearbeitete Auflage. Kl.-8°. 254 S., mit 285 Textabb. Leipzig: Quelle und Meyer, 1937. — In Leinen geb. RM 5,80.

Die erste Auflage dieses Buches ist im Jahre 1907 bei FÖRSTER und BORRIES in Zwickau (Sachsen) erschienen und wurde damals von A. GINZBERGER in dieser Zeitschrift besprochen (Bd. 58, 1908, S. 254–255). Diese alte Auflage war XXXII — 718 Seiten stark und mit mehreren Schwarzdrucktafeln bebildert. Die Neuauflage fällt zunächst durch ihren viel geringeren Umfang auf. Dadurch ist das Buch handlicher und wohlfeiler geworden. Die Umfangsverminderung gelang durch Weglassung aller Angaben über Kultur und Verwendung der Pflanzen, durch Kürzung der Beschreibungen und durch Weglassung vieler Pflanzenarten, die dem Verf. weniger wichtig erschienen. Konnte Verf. von der ersten Auflage seines Buches mit Recht sagen, daß es „bei verhältnismäßig geringem Preise selbst die seltenen Zierpflanzen . . . enthält“, so hat er sich also jetzt nur auf eine gewisse Auswahl beschränkt. Die Zahl der in Gartenkultur befindlichen Pflanzen hat aber in den letzten 30 Jahren gewaltig zugenommen; auch sind viele ehemals selten kultivierte Arten in neuerer Zeit zu großer Beliebtheit und Verbreitung gelangt. Dementsprechend ist auch eine umfangreiche Literatur über Gartenzierpflanzen erschienen. Auch die botanische Systematik ist nicht stillgestanden. Alle diese Fortschritte und Veränderungen sind bei der Neubearbeitung des Buches nur zu einem sehr geringen Teile berücksichtigt worden. So kommt es, daß man viele, auch häufige Gartenzierpflanzen in dem Buche vermißt und daß die Systematik und Nomenklatur über den Stand der Jahrhundertwende wenig hinausgekommen ist und von der neueren botanischen Fachliteratur stark abweicht. Trotz mancher anerkannter Verbesserungen, sowohl im Text als auch durch Einfügung sehr charakteristischer Abbildungen, hat also die Neuauflage nicht jene Bedeutung und jene ausgedehnte Verwendungsmöglichkeit, wie sie die erste Auflage zur Zeit ihres Erscheinens besessen hat.

E. JANCHEN (Wien)

Lepeschkin W. W., Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod. (Protoplasma-Monographien, Band XII.) Gr.-8°. IX und 198 S., mit 10 Textabb. Berlin: Gebr. Borntraeger, 1937. — RM 13,—.

Nach einer einleitenden Festsetzung und Abgrenzung der Begriffe gibt der vorliegende Band unter sorgfältiger und umfassendster Berücksichtigung des Schrifttums (das Literaturverzeichnis enthält auf 38 Seiten nicht weniger als 790 Arbeiten, darunter 55 einschlägige Veröffentlichungen des Verf. selbst) eine Darstellung des Absterbevorganges der lebenden Substanz. Der erste Teil ist den allgemeinen Erscheinungen der Zell-Nekrobiose und des Protoplasma-Todes gewidmet; morphologische, physikalische und chemische Veränderungen sowie zytolytische Prozesse und Freisetzung von Energie werden

hier behandelt. Dieser Abschnitt schließt mit einer Erörterung der besprochenen Erscheinungen im Sinne der Vitaidtheorie. Im zweiten Teil folgen Einzeldarstellungen verschiedener Todesursachen physikalischer Art und einiger Giftwirkungen. Das vorliegende Buch ist nicht nur eine wertvolle Zusammenfassung von oft an weit verstreuten und schwerer zugänglichen Stellen niedergelegten Forschungsergebnissen, sondern es ist auch in ausgezeichnete Weise geeignet, bei weiteren Untersuchungen auf diesem heute so sehr interessierenden Gebiet anregend und führend zu wirken.

K. GANZINGER (Wien)

Neubauer H. Fr., Über das Vorkommen einiger Orchideen in der Umgebung von Wördern. Eine Standortskizze. („Unsere Heimat“, Monatsblatt des Vereines für Landeskunde und Heimatschutz von Niederösterreich und Wien, N. F., Jahrg. X, 1937, Nr. 4, S. 113—123, mit 5 Textabbildungen [Vegetationsbildern].)

Im nördlichen Wienerwald, wo Verfasser mehrjährige Beobachtungen über die Standortverhältnisse der Orchideen angestellt hat, unterscheidet er außer Wiesen- und Waldorchideen auch solche besonderer „Grenzstandorte“. Diese Standorte liegen an nördlich exponierten, sonnenlosen Waldrändern und bilden zum Teile eine zusammenhängende „Orchideenzone“. Es sind wenig üppige, moosige Wiesen auf Sandstein oder Mergel, mit neutralem bis ziemlich stark saurem Boden (pH bis etwas weniger als 5). Die hier wachsenden Pflanzen sind teils solche der angrenzenden Wiesen, teils solche der angrenzenden Laubwälder; als Charakterpflanzen werden genannt: *Orchis maculata*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea*, (*Lilium martagon*). Orchideen als Hauptträger der Eigenart einer Pflanzengesellschaft fand Verfasser in der Literatur nur bei den „Orchideenwiesen“ von K. DOMIN für das böhmische Mittelgebirge und das tertiäre Becken von Wittingau angegeben. Vielleicht sind aber „Wiesen“ dieser Art auch in Österreich weiter verbreitet. Sie seien daher in ökologischer und soziologischer Hinsicht der Aufmerksamkeit der österreichischen Pflanzengeographen empfohlen, schon deshalb, weil sie wegen des Zurücktretens der Gräser gegenüber nicht grasartigen Stauden ursprünglicher sind als die meisten anderen mitteleuropäischen Wiesen.

A. GINZBERGER (Wien)

Otte Karola, Die Wuchsstoffe im Leben der höheren Pflanze. („Die Wissenschaft“, Bd. 89.) 8°. 146 S. Braunschweig: F. Vieweg, 1937. — RM 8,—.

Der Verfasserin ist es gelungen, eine ganz ausgezeichnete Übersicht über unser Wissen um die Bedeutung der Wuchsstoffe für die Lebensvorgänge der höheren Pflanzen zu geben. Wie im Vorwort mitgeteilt wird, hat die Verf. selbst keine Versuche auf dem Gebiet der Wuchsstoffe angestellt, so daß die vorliegende Schrift eine reine Literaturarbeit darstellt, in der etwa 400 Arbeiten (auch noch solche aus dem Frühjahr 1937) erwähnt und besprochen werden. Ein erster Teil behandelt unser Wissen um die Wuchsstoffe selbst, die Geschichte ihrer Entdeckung, Nachweisverfahren, Vorkommen und Chemismus. Der zweite Teil des Büchleins ist dem Einfluß der Wuchsstoffe auf das Streckungswachstum gewidmet und enthält Erörterungen über die Rolle der Wuchsstoffe beim Wachstum von Koleoptile, Stengel und Wurzel. Im dritten Teil wird der Anteil der Wuchsstoffe am Zustandekommen tropistischer Krümmungen besprochen und der vierte Teil enthält die Forschungsergebnisse über die Bedeutung der Wuchsstoffe

für andere Lebensvorgänge der Pflanzen. Hier wird ihr Einfluß auf Zellteilung, Kambiumtätigkeit, Kallusbildung, Polarität und Korrelationserscheinungen behandelt. Kurze Zusammenfassungen am Ende der größeren Abschnitte erleichtern einen klaren Überblick über die Fülle des Gebotenen. — Das Buch OTTES ist für Fachleute geschrieben; es setzt reichliche Vorkenntnisse auf vielen Gebieten der Pflanzenphysiologie voraus. Als Einführung in das weite Gebiet der Wuchsstoffforschung verdient das Buch auch wegen der anerkanntswerten Einstellung der Verfasserin zu den berührten allgemeinen physiologischen und biologischen Fragen weiteste Verbreitung.

A. ZELLER (Wien)

Pascher A., Heterokonten. (Dr. L. RABENHORSTS Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl., XI. Band, herausgeg. von R. KOLKWITZ.) Liefg. 1 (S. I—II, 1—160, Textabb. 1—126), Liefg. 2 (S. 161—320, Textabb. 127—211) und Liefg. 3 (S. 321—480, Textabb. 212 bis 335). 8°. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft, 1937. — Je RM 20,—.

Das Erscheinen der Heterokonten im Rahmen der Kryptogamenflora bedeutet mehr als eine monographisch-systematische Bearbeitung. Handelt es sich doch um eine erstmalige Zusammenfassung unserer derzeitigen Kenntnisse über diese, speziell in systematischer Beziehung so viel umstrittene Organismengruppe. Verfasser bringt in der Einleitung eine umfassende Darstellung aller morphologischen, cytologischen, entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Eigenschaften dieser Algenklasse, und zwar in so ausführlicher Form, daß es den Rahmen eines Referats weit überschreiten würde, wollte man auf alle, auch nur wesentlichen Punkte, eingehen. Dem Charakter dieser Zeitschrift entsprechend möge daher hier auf den systematischen Fragenkomplex näher eingegangen werden. PASCHER, der heute unstrittig der beste Kenner der Heterokonten und daher wie kein anderer befugt ist, sich einen Begriff über ihre Stellung im Algensystem zu bilden, betont begreiflicherweise etwas stärker alle jene Kennzeichen, welche die Heterokonten von den Chlorophyceen trennen, dagegen sie dem Verwandtschaftskreis der Chrysophyten (Chrysomonaden, Bacillarien) nähern. Die Betonung dieses Standpunktes kennen wir schon von früheren Veröffentlichungen des Verfassers und es ist für jeden, der diesen Stoff beherrscht, nicht leicht zu verstehen, weshalb bisher die PASCHERSche Auffassung nicht eine allgemeinere Anerkennung gefunden hat. Es steht zu erwarten, daß die nun vorliegende umfangreiche, ich möchte sagen aus dem Vollen schöpfende Darstellung darin einen Wandel schaffen wird.

Die grüne Farbe der Chromatophoren und die vielfach weitgehende morphologische Konvergenz in den einzelligen und fadenförmigen Typen der Heterokonten mit ähnlichen Typen der Chlorophyceen machen es durchaus verständlich, daß in früherer Zeit alle diese Formen mit den echten Grünalgen verwechselt wurden. Nach Feststellung des dorsoventralen Baues aller Schwärmerstadien und der heterokonten Begeißelung derselben bei den Heterokonten wurde jedoch ein Merkmal erkannt, das zu einer Trennung von den isokonten Chlorophyceen berechtigt. Dabei hebt der Verfasser ganz mit Recht hervor, daß nicht auf die heterokonte Begeißelung, sondern auf die heteromorphe und heterodynamische Beschaffenheit der beiden ungleichen Geißeln das Hauptgewicht fällt, indem die lange Geißel als eine zweiseitig gefiederte Flimmergeißel, die kurze dagegen als eine solche nach dem Peitschentypus gebaut ist. Bei den Chlorophyceen sind dagegen beide, in der Regel gleichlangen Geißeln bloß nach dem Peitschentypus gebaut. Es ist ganz fraglos,

daß dieser charakteristische Bau der Heterokontengeißel ein nicht zu übersehendes phylogenetisches Merkmal darstellt, das überdies klar in die Richtung der heterokonten Chrysomonaden weist, bei denen die beiden Geißeln die gleichen morphologischen Unterschiede aufweisen.

Zu diesem Hauptmerkmal kommt dann das charakteristische hyaline Aussehen und die leichte Zerfließbarkeit des Cytoplasmas hinzu, Eigenschaften, die wir wiederum sowohl im Bereich der Chrysomonaden als auch der Bacillarien antreffen. Wesentlich ist ferner der völlige Mangel an Stärke als Assimilatprodukt, an deren Stelle bei Heterokonten wie bei Chrysophyten Volutin, fettes Öl und das charakteristische Leucorin tritt. Darin, daß der Verfasser auch in dieser physiologischen Übereinstimmung ein wichtiges Band für Heterokonten und Chrysophyten erblickt, kann man ihm nur beipflichten. Hingegen ist die \pm starke Karotinkomponente, die den Chromatophoren beigemengt ist, nicht so wesentlich. Die Vermutung des Verfassers, daß das Mengenverhältnis zwischen Chlorophyll a und Chlorophyll b ein anderes sei als bei den Grünalgen, wird, falls sie sich bewahrheiten sollte, sicherlich von grundlegender Bedeutung für den Systematiker sein. Besonders ausführlich wird dann der Schalenbau der Membranen und Sporenhäute behandelt, worin Verfasser eine grundsätzliche Übereinstimmung mit dem Cystenbau der Chrysomonaden wie auch mit dem Membran- und Cystenbau der Bacillarien erblickt. Es ist nicht zu bestreiten, daß diese Ähnlichkeiten im Bauplan der Membranen, wie auch die häufige Verkieselung derselben bei Cysten und vegetativen Zellen, die nähere Verwandtschaft zwischen Heterokonten und Chrysophyten zu bestärken vermögen. Jedenfalls ist das reiche Tatsachenmaterial, welches PASCHER zugunsten seiner Anschauung vorbringt, suggestiv genug, um zumindest einen endgültigen Trennungsstrich zwischen Heterokonten und Chlorophyceen zu ziehen. Es wird Sache der speziellen entwicklungsgeschichtlichen Forschung sein, weitere Bausteine in das von PASCHER entworfene Gebäude einzufügen. Dies um so mehr, als über Sexualität, Phasenwechsel usw. die Kenntnisse derzeit noch lückenhaft sind.

Zur Darstellung des vorliegenden Werkes im allgemeinen sei noch vermerkt, daß der Verfasser eine Fülle von Formen bringt, die bisher unbekannt waren, zum großen Teil aus eigener Anschauung, und daß dies alles durch einen reichen Aufwand an gutem, instruktiven Bildermaterial belegt wird, das ebenfalls größtenteils aus Originalen stammt. Nicht bloß dem Verfasser, sondern auch dem Verleger sind wir für diese vorbildliche Ausstattung zu Dank verpflichtet.

B. SCHUSSNIG (Wien)

Plank R., Die grüne Welt. Eine Botanik. (Aus der Sammlung „Lebendiges Wissen“.) 8°. 136 S., mit zahlreichen Textabb. Wien: Steyrermühl-Verlag, 1937. — S 4,20, RM 2,10.

Die meisten volkstümlichen naturwissenschaftlichen Darstellungen bemühen sich in Wort und Bild, den Leser oder Zuschauer dadurch zu fesseln, daß sie die Natur in der Art eines Angsttraumes oder als Kinderei schildern (ohne „Hölle“, „böse Pflanzen“ u. dgl. geht es nicht ab). Mit diesem verbreiteten journalistischen Standpunkt, daß nichts interessant genug ist, um es so zu schildern wie es wirklich ist, wird in dem vorliegenden Bändchen gebrochen. Es behandelt die Lebensvorgänge der Pflanze im weitesten Sinn erstaunlich knapp, in gut lesbarer Form und — von einigen Fehlern abgesehen (z. B. werden die Gärungsvorgänge allein den Bakterien angelastet, die Bienen als farbenblind angegeben, die Tatsachen der Fremdbefruchtung und

damit das Wesen der Erbanlagen völlig verkannt u. a. m.) im wesentlichen richtig; das vielfach humoristische Bildermaterial unterstützt die Anschaulichkeit. Einige Beispiele: der Unterschied zwischen Aberglaube und Wissenschaft wird an Hand der Kräuterbücher sinnvoll herausgearbeitet; „wie die Pflanze ißt und trinkt“, ergibt sich aus einem Wechselgespräch mit einem Kind; die Dattelpalme ist als Männchen abgebildet, dessen Kopf ein glühender Eisenofen ist und dessen Füße im kalten Wasser stehen; ein anderes Bild zeigt eine Ameise, die einen errafften *Chelidonium*-Samen schmunzelnd von dannen trägt. In dieser Weise werden auch „trockene“ Gebiete wie die vergleichende Morphologie allgemein zugänglich gemacht.

L. GEITLER (Wien)

Rübel E., Pflanzensoziologischer Aufbau. (Nova Acta Leopoldina, Halle a. d. Saale, N. F., Bd. 4, Nr. 19, 1936, S. 141—156.)

Wenn ein Pflanzengeograph vom Ansehen und der Erfahrung RÜBELS, dem noch dazu in seinem Institut alle Hilfsmittel zur Verfügung stehen, eine zusammenfassende Arbeit, wenn auch von geringem Umfange, veröffentlicht, so ist sie jedenfalls für den Anfänger eine lehrreiche, für jeden Pflanzengeographen eine genußbringende Lektüre. Besonders interessant behandelt sind: Minimum-Gesetz und Ersetzbarkeit der Faktoren (S. 146); Ökologie der Erikoiden (S. 148). Ausführlich sind die „großen Abteilungen der Pflanzengesellschaften der Erde“ (Lignosa, Herbosa, Deserta, Errantia) und deren 28 Haupt-Unterteilungen besprochen (S. 152ff.). In den „sprachlichen Anmerkungen“ werden die Stammworte dieser Termini erklärt; sehr beachtenswert sind namentlich die Bemerkungen zu „Aestas“ und „Hiems“. — Ref. würde den Namen „Wiesen“ auf Gesellschaften krautiger Pflanzen (meist Stauden) von grasartigem Aussehen beschränken (vgl. Österr. Bot. Zeitschrift, Bd. 84, 1935, S. 76/77); hierüber, sowie über die Verwendung des Ausdruckes „Fluren“ möchte er sich noch gelegentlich aussprechen. Auch zu den Durilignosa und Laurilignosa sei eine Bemerkung gestattet. Erstere wurden auch außerhalb der Winterregengebiete gefunden, und zwar beinahe nur im Höhenklima einiger tropischer und subtropischer Gebirgsländer (vgl. SCHIMPER-FABER, S. 719 u. 1362). In neuerer Zeit werden sie nun auch für das Hochland von Südwest-China angeführt, wo Sommerregen herrschen. Inwieweit diese „Hartlaubgehölze“ in Wasserhaushalt und Blattanatomie mit denjenigen der Winterregengebiete übereinstimmen, scheint dem Ref. einer genaueren Untersuchung wert, zumal es ja auch sonst an nahen Beziehungen zwischen Durilignosa und Laurilignosa nicht mangelt.

Vom selben Verfasser ist 1936 in den „Essays in Geobotany in Honour of WILLIAM ALBERT SETCHELL, University of California“, S. 263—290, eine kleine Schrift „Plant communities of the world“ erschienen, auf die im Zusammenhang mit der vorstehenden Besprechung aufmerksam gemacht sei.

A. GINZBERGER (Wien)

Schiller J., Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. 2. Teil. (Dr. L. RABENHORSTS Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl., X. Band, 3. Abt., herausgeg. von R. KOLWITZ, 2. Teil.) Liefg. 3 und 4 (S. 321—589, mit Textabb. 337—612). 8°. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft, 1937. — RM 18,—.

Mit den vorliegenden Lieferungen 3 und 4 ist der Dinoflagellaten-Band abgeschlossen (vgl. diese Zeitschrift Bd. 82, 1933, S. 272 und Bd. 84, 1935, S. 312—313). Behandelt werden die Familien der *Protoceratiaceae*, *Hetero-*

diniaceae, Centrodinium, Goniodomaceae, Ceratocorys, Oxytoxaceae, Cladopyxiaceae, Ostreopsiaceae, Podalampaceae, Lissodiniaceae, Amoebodiniaceae, Gloeodiniaceae, Dinotrichaceae und Dinocloniaceae. Einen bedeutenden Umfang nimmt begreiflicherweise die polymorphe Gattung *Ceratium* ein (S. 349 bis 432), wo wir außer einer Bestimmungstabelle auch eine stattliche Anzahl von treffenden Abbildungen der Arten und Varietäten vorfinden. Zweifellos wird diese ausführliche Behandlung und Bilderausstattung das Arbeiten beim Bestimmen einer so kritischen Gattung ganz wesentlich erleichtern, zumal sich die systematische Gliederung auf die reiche Erfahrung des Verfassers stützt. Aber auch die anderen Familien und Gattungen weisen die gleiche Sorgfalt in Behandlung und Illustration auf und es bildet somit der Abschluß der monographischen Bearbeitung dieser reichgegliederten Flagellatengruppe eine wertvolle und dauernde Bereicherung auf dem Gebiet der systematischen Literatur. Der Schluß des Bandes bringt Nachträge zu den *Dinophyceae*, *Plectodinium*, *Thecatales*, *Dinophysiales*, *Peridinales* und *Peridinium* (S. 512 bis 517) sowie, dies sei ausdrücklich vermerkt, zu den *Coccolithineae* (S. 510). Es folgt dann ein sehr umfangreiches Schriftenverzeichnis (S. 523—570) und schließlich das Sachverzeichnis (S. 571—589). Der Verlag verdient auch in diesem Falle ein Lob für die gute und reiche Ausstattung des Bandes.

B. SCHUSSNIG (Wien)

Vetters H., Erläuterungen zur Geologischen Karte von Österreich und seinen Nachbargebieten. (Eine stratigraphisch-petrographische Übersicht.) Herausgegeben von der Geologischen Bundesanstalt. 8°. 351 S. Wien, 1937. — S 12.—.

Die schöne Karte, auf die der Titel Bezug nimmt, wurde in dieser Zeitschrift (Bd. 83, 1934, S. 75) bereits besprochen, und zwar selbstverständlich in erster Linie vom Standpunkte des Botanikers, für den die weitgehende Berücksichtigung der petrographischen Verhältnisse des dargestellten Gebietes vor allem von Wert ist. Dieser Gedanke ist auch in den vorliegenden bereits seinerzeit in Aussicht gestellten „Erläuterungen“ festgehalten. — Auf einleitende Bemerkungen über Vorgeschichte und Leitgedanken der Bearbeitung und des Druckes der Karte folgt, mit 277 Seiten den Hauptinhalt des Buches bildend, der Abschnitt „Erläuterungen und Bemerkungen zu den verschiedenen Formationsstufen und Gesteinsarten“, der (vom Alluvium bis zu den Schieferen, Massengesteinen, Ergußgesteinen und Tuffen) eine solche Fülle von Einzelheiten bringt, daß man mit Hilfe des eingehenden (39 Seiten) Orts- und Sachregisters unschwer manches über die „geologischen“ Verhältnisse einer Örtlichkeit oder eines Gebietes findet, worüber die Karte natürlich keinen Aufschluß geben kann. Für den in der modernen Petrographie minder erfahrenen Nichtfachmann ist durch einleitende Bemerkungen bei den einzelnen Abschnitten, andererseits durch sehr übersichtliche „Formations-tabellen“ bestens gesorgt, so daß man kaum öfter in die Lage kommen wird, noch außerdem Handbücher zu Rate zu ziehen. Vielleicht wird sich für eine erste Orientierung das in mäßig großem Format herausgegebene Buch auch als Exkursionsbuch verwenden lassen.

A. GINZBERGER (Wien)

Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw.

Akademie der Wissenschaften in Wien

Im November 1937 wurden folgende Arbeiten, welche die Botanik und ihre Grenzgebiete betreffen, zur Drucklegung eingereicht:

Am 4. November 1937:

LÄMMERMAYR, L., Wuchsgröße und Wuchsform von Holzgewächsen an und oberhalb der Waldgrenze.

Am 11. November 1937:

PIA J., RAO S. R. N. und RAO K. S., Dasycladaceen aus Zwischenlagen des Dekkantrapps bei Rajahmundry in Südindien.

Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien

In der ordentlichen Generalversammlung vom 9. Juni 1937 fand die elfte Verleihung von Rainer-Medaillen statt. Hierbei wurde die Rainer-Medaille für Botanik dem außerordentlichen Prof. Dr. KARL SCHNARF der Universität Wien verliehen.

Am 19. November 1937 fand eine Trauersitzung für das verstorbene Ausschußmitglied Prof. Dr. WOLFGANG HIMMELBAUR statt, bei der Prof. Dr. KARL SCHNARF die Gedenkrede hielt.

XII. Internationaler Gartenbaukongreß

Der vom Internationalen Komitee für Gartenbaukongresse veranstaltete XII. Internationale Gartenbaukongreß findet in der Zeit vom 12. bis 20. August 1938 in Deutschland statt, und zwar tagt der Kongreß vom 12. bis 17. August in Berlin und im Anschlusse daran werden Studienreisen in deutsche Gartenbauggebiete unternommen, zuletzt zur „Reichsgartenschau“ in Essen, wo der Kongreß am 20. August seinen Abschluß findet. Die zahlreichen Verhandlungsthemen des Kongresses werden im Rahmen von 19 Sektionen behandelt werden. Vom Standpunkt des Botanikers sind von diesen Themen die nachstehenden von besonderem Interesse: Befruchtungsverhältnisse bei den Obstgehölzen; Unterlagenpflanzen für Obstbäume und Obststräucher; ertragreichere subtropische Obstsorten und ihre Ansprüche; Mineraldüngedürftigkeit der Gemüsepflanzen; Züchtungsziele für Zierpflanzen; Möglichkeiten höherer Ausbeute bei Gewürz-, Duft- und Heilpflanzen; Verhütung von Schäden durch giftige Pflanzenschutzmittel; Wuchsstoffforschung und ihre Anwendbarkeit im Gartenbau. — Alle den Kongreß betreffenden Zuschriften sind zu richten an den Hauptgeschäftsführer, Herrn Gartenbaudirektor GÜNTHER, Berlin NW 40, Schlieffen-Ufer 21.

VII. Internationaler Kongreß für Entomologie

Dieser Kongreß wird vom 15. bis 20. August 1938 in Berlin stattfinden. Die engen Beziehungen zwischen Insekten und Pflanzenwelt werden besonders

in den Arbeiten der Sektionen „Ökologie“, „Bienen- und Seidenzucht“, „Forstentomologie“ und „Landwirtschaftliche Entomologie“ zum Ausdruck gelangen. Nähere Auskünfte erhält man durch den Generalsekretär des Kongresses, Herrn Prof. Dr. MARTIN HERING, Zoologisches Museum der Universität, Berlin N 4, Invalidenstraße 43.

Personalnachrichten

Prof. Dr. WALTER ZIMMERMANN, früher außerordentlicher Professor der Botanik an der Universität Tübingen, wurde zum ordentl. Professor der Botanik an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim bei Stuttgart ernannt.

Prof. Dr. HERMANN ULLRICH, bisher außerord. Professor der Botanik an der Universität Leipzig, wurde als Abteilungsvorsteher an das Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung in Müncheberg berufen.

Dozent Dr. J. G. KNOLL (Leipzig) wurde zum ordentlichen Professor für Ackerbau und Pflanzenbau sowie Pflanzenzüchtung an der Universität Leipzig ernannt.

Dozent Dr. OTTO MORITZ, Privatdozent für allgemeine und angewandte Botanik unter Einschluß der Pharmakognosie an der Universität Kiel, wurde zum nichtbeamteten außerordentlichen Professor ernannt.

Dozent Dr. SIEGFRIED STRUGGER (Universität Jena) erhielt einen Lehrauftrag für Zellphysiologie.

Dr. KARL MÜLLER (Augustenberg), Direktor des Badischen Weinbau-Instituts in Freiburg i. Br., ist in den Ruhestand getreten.

Dr. ERNST VOGT, bisher Abteilungsleiter am Badischen Weinbau-Institut in Freiburg i. Br., wurde mit der Direktion dieses Institutes betraut.

Kustosassistent Dr. BÁLINT ZÓLYOMI hat sich an der Universität Debrecen für Pflanzengeographie von Ungarn habilitiert.

KARL MALY, langjähriger Kustos der Botanischen Abteilung des Bosnisch-Herzegowinischen Landes-Museums in Sarajewo, ist im Juni 1937 in den Ruhestand getreten; zu seinem Amtsnachfolger wurde Dr. SVETISLAV PLAVŠIĆ ernannt.

Gestorben: Prof. Dr. CARL LAUTERBACH (Alt-Stabelwitz bei Breslau) am 1. September 1937 im Alter von 73 Jahren; Ministerialrat LUDWIG VON THAIZ, Oberdirektor i. R. der landwirtschaftlichen Versuchsstationen Ungarns, am 23. September 1937 im Alter von 70 Jahren; Geheimrat Prof. Dr. FRANZ NIEDENZU, emer. ordentl. Professor für Mathematik und Naturwissenschaften an der Staatlichen Akademie Braunsberg (Ostpreußen) am 30. September 1937 im 80. Lebensjahr; Geheimrat Prof. Dr. ALBERT PETER, emer. Direktor des Botanischen Gartens und Institutes der Universität Göttingen, am 4. Oktober 1937 im Alter von 84 Jahren; Prof. Dr. FRANZ SCHINDLER, emer. Direktor des Institutes für Landwirtschaftslehre an der Deutschen Technischen Hochschule in Brünn, am 16. Oktober 1937 in Neutitschein im Alter von 83 Jahren; Sir JAGADIS CHANDRA BOSE, Direktor des Bose-Institutes in Kalkutta, Ende November 1937 in Giridih (Indien) im Alter von 79 Jahren; Hofrat Prof. Dr. HANS MOLISCH, emer. Direktor des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien und Vizepräsident der Akademie der Wissenschaften in Wien, am 8. Dezember 1937 in Wien, kurz nach Vollendung seines 81. Lebensjahres.

Vor kurzem erschien:

Handbibliothek für Bauingenieure

Ein Hand- und Nachschlagebuch für Studium und Praxis

Herausgegeben von

Dr.-Ing. e. h. Robert Otzen†

weiland Präsident des Staatlichen Materialprüfungsamtes
Geh. Reg.-Rat. und Professor, Technische Hochschule Berlin

III. Teil: Wasserbau

7. Band: Landwirtschaftlicher Wasserbau

Von

Dr.-Ing. Gerhard Schroeder

Ministerialrat im Reichs- und Preußischen Ministerium für Ernährung und Landwirtschaft

Mit 261 Textabbildungen. IX, 397 Seiten. 1937. Gebunden RM 36.—

Inhaltsübersicht:

I. Boden- und Pflanzenkunde: Der Zustand des Bodens (Physik). Der Stoff des Bodens (Chemie). Das Leben im Boden (Biologie). Die Bodenarten. Bodenuntersuchungen. Die Wachstumsbedingungen der Pflanze. Leitpflanzen. II. Gewässer- und Wetterkunde. Bewegung des Wassers: Die Niederschläge. Die Verdunstung. Das Grundwasser. Der oberirdische Abfluß. Die Winde. III. Die Entwässerung durch kleine Wasserläufe (Bäche und Gräben): Die schädliche Bodennässe. Die Ziele der Entwässerung. Die Wasserläufe. Bauwerke. Die Bearbeitung der Entwürfe. Die Unterhaltung. IV. Die Regelung der größeren Wasserläufe. Flußläufe: Die Regelung der größeren Wasserläufe. Die Flußdeiche. V. Dränung: Allgemeines. Die Dränung der Mineralböden. Die Dränung der Moorböden. VI. Schöpfwerke: Die Anlage im allgemeinen. Die Schöpfwerkmaschinen. Die Schöpfwerkgebäude und Nebenanlagen. Die Wahl der Schöpfwerkmaschinen. Die Jahreskosten. Der Schöpfwerkbetrieb. VII. Die Bodenbewässerung: Allgemeines. Die Wirkung der Bewässerung. Die Beschaffenheit des Wassers. Die Wassergewinnung. Die Zu- und Ableiter. Die Wasserverluste. Die Stau- und Rieselverfahren. Die künstliche Beregnung. Die Bewässerung mit Abwasser. VIII. Die Moorererschließung: Die Entwässerung der Moore. Die Erschließung der Niederungsmoore. Die Erschließung der Hochmoore. Bauten im Moor. IX. Die Landgewinnung: Die gestaltenden Kräfte. Die fachlichen Maßnahmen. — Schriftenverzeichnis. — Sachverzeichnis.

Das neue Buch gilt als zweite Auflage des seit zwei Jahren vergriffenen, 1921 erschienenen Bandes von Krüger, Kulturtechnischer Wasserbau. Es schließt eine Lücke, die im Schrifttum der Kulturtechnik leider schon seit vielen Jahren besteht und gerade jetzt zu Beginn des zweiten Vierjahresplanes mit seiner starken Steigerung der Meliorationstätigkeit dringend der Beseitigung bedarf, da die vorhandenen Werke sämtlich in vielen Punkten durch neuere Forschungen und Erfahrungen überholt sind. Der Verfasser hat alle Gebiete des landwirtschaftlichen Wasserbaues mit dem Ziel bearbeitet, sowohl dem Lernenden ein Lehrbuch als auch dem Praktiker ein Nachschlagebuch mit zahlreichen für die Praxis erforderlichen Angaben zu bieten. Dabei ist der Inhalt auf das Wesentliche und wirklich Wissenswerte beschränkt worden, worauf es heute bei dem ständig anwachsenden technischen Schrifttum ganz besonders ankommt.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN WIEN

Schlüssel zur Bestimmung der wichtigsten forstlich schädlichen Käfer

Von

Professor Dr. Ing. **Erwin Schimitschek**

Leiter der Lehrkanzel für Forstentomologie und Forstschutz
an der Hochschule für Bodenkultur in Wien

Mit 121 Abbildungen im Text und auf 2 Tafeln. VI, 67 Seiten. 1937. RM 4.80

Nach einem Bestimmungsbuch der wichtigsten forstlich schädigenden Käfer Mitteleuropas besteht seit langem ein Bedürfnis nicht nur in den Übungen mit den Studierenden, sondern auch in der forstlichen Praxis. In dem von dem Verfasser ausgearbeiteten Schlüssel sind alle wichtigen Käferarten aufgenommen. Der Schlüssel ist aber so aufgebaut, daß auch die Bestimmung von forstlich unwichtigen, im Schlüssel nicht enthaltenen Arten die Feststellung der Zugehörigkeit der fraglichen Art zu einer höheren systematischen Einheit ohne weiteres ermöglicht. Die Bestimmung der wichtigen Käferarten wird durch über 100 Zeichnungen typischer Merkmale usw. erleichtert. Es sind ferner bei jeder Art Fraßpflanze und Fraßart kurz angegeben.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Die Staaten der Ameisen

Von

Dr. Wilhelm Goetsch

Professor an der Universität Breslau, Direktor des Zoologischen Instituts und Museums

Mit 84 Abbildungen. VII, 159 Seiten. 1937. Gebunden RM 4.80

(Bildet Band 33 der Sammlung „Verständliche Wissenschaft“)

Inhaltsverzeichnis: Vorwort. — Körperform der Ameisen. — Eier, Larven und Puppen. — Kasten und Stände. — Hochzeitsflug und Staatenbildung: Unabhängige Nestgründung. Abhängige Gründungsweise. Zusammengesetzte Nester. — Staatsfremde und Staatsfeinde. — Krieg und Jagd. — Behausung und Verpflegung: Waldameisen. Wiesenameisen. Wüstenameisen. — Kornkammern und Pilzgärten. — Blattlauszucht und Blütenbesuch. — Vorstoß und Rückweg. — Erkennen und Verständigen: Geruchsuniform. Alarmsignale. Wegspurung. — Körperform und Arbeitsteilung. — Die geistigen Fähigkeiten. — Die Entstehung der Soldaten. — Bestimmung des Geschlechts. — Erscheinungsbild und Rassenherbe. — Jahresablauf und Schicksal. — Anhang: Schriftenverzeichnis und Bekämpfungsmittel.

Zahlreiche Berichte und Erzählungen über die Ameisengemeinschaften haben unsere Beachtung und Bewunderung gefunden. Wenn man sich mit den Ameisen näher zu beschäftigen hat, dann wird man solcher stets ins Moralische oder Wunderbare hineinspielenden Darstellungen bald etwas überdrüssig. Was an den verschiedenen Meinungen richtig und was falsch ist, wie groß die Vielseitigkeit der Ameisen und ihrer Staaten ist, das steht in diesem Buche.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

Printed in Austria